# LE BOTANISTE

# PRÉFACE

*Lorsque nous avons abordé, sans aucune personne compétente pour nous guider et avec les moyens d'investigation très restreints de l'amateur, l'étude des champignons, ce sont tout naturellement les grandes espèces charnues et parmi elles surtout les agarics qui nous semblaient les plus jolis, qui ont éveillé notre curiosité de débutant.*

*Nous pensions que la systématique des champignons supérieurs était aussi bien assise que celle des plantes à fleurs par l'étude desquelles nous avions bien entendu commencé; la détermination des genres et des espèces nous avait paru relativement facile après un rapide coup d'œil jeté sur les tableaux synoptiques séduisants par leur netteté apparente, des florures élémentaires.*

*Mais l'expérience montre bien vite combien de difficultés inextricables hérissent la détermination des Hyménomycètes, combien vague et arbitraire est parfois leur groupement actuel. La notion de genre si accusée chez les plantes vasculaires se perd ici trop souvent d'une manière complète; le mycologue expérimenté, et à plus forte raison le débutant, se demandent ce qu'est un Marasme, un* Collybia *ou un* Tricholoma.

*Il y a certes des espèces dont la place ne fait pas de doute, mais à côté combien y en a-t-il dont on ne sait que faire? Il faut avouer que les premiers pas sont décourageants au mycologue novice qui, abordant la détermination d'une espèce, ne sait même pas s'il la cherche dans le genre où elle a été placée par les auteurs.*

*Par bonheur c'est précisément cette instabilité de la systématique actuelle qui a excité le plus notre intérêt, probablement aussi parce*

*que nous avons eu la chance de trouver sur notre route un guide dont la compétence était universellement reconnue : M. Patouillard, assistant au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, que le monde scientifique, où il ne comptait que des amis, a eu la profonde douleur de perdre tout récemment.*

*Nous dédions à sa mémoire ce premier travail en témoignage de notre affectueuse reconnaissance.*

*Si nous devons ce que nous savons au point de vue systématique à M. Patouillard, c'est à M. Dangeard que nous devons toute notre éducation cytologique. Voici trois ans que nous travaillons dans son laboratoire de la Sorbonne et nous ne saurions trop le remercier de l'attention qu'il n'a cessé de nous témoigner et des conseils qu'il nous a prodigués.*

*Nos remerciements vont ensuite à nos amis de la Société mycologique avec qui nous avons fait de si agréables excursions; citons tout particulièrement M. Gilbert, le spécialiste des Amanites et M. Joachim, notre président actuel, qui ont mis à notre disposition les trésors de leur bibliothèque et nos jeunes amis, M. Jacques Boursier dont nous aurons à reparler au cours de notre étude et M. Malençon qui nous ont aidé dans la recherche des échantillons.*

---

# Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés

par R. KÜHNER

---

## INTRODUCTION

---

La systématique des Agaricacés est encore dans l'enfance, parce que les mycologues s'en tiennent trop souvent à une étude superficielle de ces champignons.

L'anatomie dont, en ce qui concerne les Agarics, Patouillard (100-102) et surtout Fayod (52) ont fait un si brillant usage n'est pas encore à la mode. Bien peu d'auteurs modernes font entrer en ligne de compte les caractères du revêtement et la structure des lamelles; on trouve quelques indications sur les basides et les cystides dans un certain nombre d'ouvrages récents, mais les spores elles-mêmes ne sont que rarement décrites d'une façon complète.

A cause de l'impossibilité dans laquelle nous sommes de déterminer exactement un grand nombre d'espèces, nous ne pourrions exposer avec fruit les caractères anatomiques des quelques 600 agarics que nous avons étudiés à ce point de vue qu'en annexant à chacun d'eux une description détaillée suppléant à une identification certaine, ce qui aurait allongé démesurément ce travail.

Par suite, nous avons dû nous borner à quelques remarques sur des points inconnus ou controversés, restant complètement muets sur des groupes entiers, faute de pouvoir nommer nos espèces et c'est là une des causes principales de l'hétérogénéité du présent travail.

Le développement des différentes parties du carpophore et l'origine de l'hyménium n'ont été jusqu'ici étudiés la plupart du temps que sur des espèces annulées ou cortinées ; nous avons cherché à combler cette lacune en observant des champignons dépourvus de voile.

Nous pensons qu'il faut mener de front les études anatomiques, ontogénétiques, et cytologiques si l'on veut arriver à un groupement rationnel des espèces.

Mais nous ne saurions trop engager tous ceux qui publient des résultats sur ces questions à les accompagner de descriptions complètes et même au besoin de figures des espèces sur lesquelles ils les ont obtenus, faute de quoi leurs travaux seront en grande partie inutilisables car un nom, en mycologie, ne suffit malheureusement pas toujours à définir une espèce ; comme l'a si bien dit C.-E. Martin. (94) : Les mycologues « se contredisent les uns les autres dans leurs descriptions ; ils décrivent des espèces différentes sous le même nom et la même espèce sous des noms différents. »

Aussi, sauf pour certaines espèces vraiment vulgaires, nous avons toujours donné une diagnose des formes dont nous avons étudié, soit le développement, soit la cytologie et nous espérons qu'ainsi, le peu que nous avons découvert ne sera pas irrémédiablement perdu.

Bien que nos études aient porté tout spécialement sur les Agaricacées, nous avons, chemin faisant, observé quelques autres Basidiomycètes, surtout hétérobasidiés, mais nos résultats sur ce point sont tellement fragmentaires que nous n'avons même pas jugé utile de donner une bibliographie complète à ce sujet.

---

# TECHNIQUE

Nos observations ont porté, les unes sur des échantillons vivants, les autres sur du matériel fixé.

## I. — Observations sur le vivant

### A. — *Etude des membranes et rapports anatomiques des hyphes*

Quoiqu'on en ait dit nous pensons que l'anatomie des Agaricacées ne peut être faite avec fruit que sur des échantillons frais.

Les coupes se font alors à la main et l'observation a lieu dans l'eau, car les hyphes délicates de la plupart des espèces ne résistent pas aux réactifs employés pour le montage des préparations permanentes. Il s'ensuit qu'on doit les étudier immédiatement et ce n'est pas ce qui a le moins nui aux progrès des études anatomiques dans ce groupe.

Nous n'avons jamais senti la nécessité de passer les coupes par l'eau de Javel, car le contenu des hyphes est si hyalin et si peu abondant dans la plupart des cas qu'il ne saurait rendre les coupes opaques.

De même nous n'avons que bien rarement employé de colorants des membranes, celles-ci étant toujours suffisamment distinctes avec un bon objectif apochromatique quand l'observation a lieu dans l'eau.

### B. — *Etude du contenu des hyphes*

Les *noyaux* sont presque toujours invisibles sur le vivant dans les articles du carpophore. Il n'y a que dans des cas exceptionnels (hyphes vasculaires des *Lentinellus* par exemple) qu'on les distingue sous forme de sphérules hyalines.

Dans les basides, grâce au cytoplasme abondant et fortement granuleux, on aperçoit quelquefois le gros noyau de fusion avec son nucléole et même, mais plus rarement, les quatre noyaux définitifs avant leur passage dans les spores.

Les *vacuoles*, déjà bien visibles sans coloration, sont mises en évidence par le rouge neutre.

Elles sont toujours sphériques dans la jeunesse. Ce n'est qu'avec la raréfaction du cytoplasme qu'elles finissent par se mouler dans la forme des hyphes.

*Les graisses* se présentent sous forme de granulations de taille variée, reconnaissables déjà à leur réfringence particulière. On peut les colorer vitalement ou post vitalement en bleu foncé par le bleu d'indophénol (107) obtenu par mélange au moment de l'emploi de volumes égaux des deux solutions aqueuses suivantes :

*a*) Solution de chlorhydrate de diméthylparaphénylène-diamine à 0,5 %;

*b*) Thymol ou $\alpha$ naphtol à 0,5 %.

On étend ce mélange d'une quantité d'eau suffisante pour ne pas amener la mort des cellules en expérience et on ajoute une ou deux gouttes d'une solution de potasse à 30 % par verre de montre de réactif.

### C. — *Etude des spores*

La membrane des spores présente souvent des détails d'ornementation très subtils sur le frais. On a alors avantage à observer les spores sur du matériel sec que l'on remet à gonfler pen-

dant quelques minutes dans un mélange à parties égales d'ammoniaque et d'eau.

L'ammoniaque fonce la couleur de la membrane chez les ochrosporés. Chez les Cortinaires, par exemple, la spore qui paraît dorée sous le microscope, observée dans l'eau, se montre brun rouge dans l'ammoniaque, ce qui accentue les détails.

Certaines spores à membrane incolore présentent des ornementations qui bleuissent par les réactifs iodés ( par exemple dans les genres : *Russula*, *Lactarius*, *Melanoleuca*, *Leucopaxillus*, *Lentinellus*). Le réactif de beaucoup le meilleur en ce sens est celui dont Melzer (97) a donné la formule suivante :

« On préparera d'abord la solution iodo-iodurée suivante :

| | Grammes |
|---|---|
| Iodure de potassium | 1,5 |
| Iode | 0,5 |
| Eau | 20,0 |

« Puis on mélangera 1 partie de cette solution (par exemple 5 cc.) et 1 partie (5 gr.) de chloral hydraté. »

Le contenu de la spore nous semble plus intéressant à étudier qu'on ne l'a cru jusqu'ici. Il renferme le plus souvent un ou deux noyaux qui se présentent comme des taches bien visibles dans le cytoplasme granuleux et des vacuoles généralement invisibles sans coloration.

On y a souvent décrit des guttules qui, dans bien des cas ne paraissent se former qu'après la mort de la spore; c'est ainsi que la grosse guttule centrale si fréquente dans les diagnoses des auteurs est loin d'exister toujours; c'est fréquemment un artifice de préparation. C'était déjà l'avis de Wehmer (135).

## II. — Observations sur le matériel fixé

Les opérations préalables sont : la fixation, le lavage, l'inclusion et la coloration.

### A) La fixation

Les fixateurs que nous utilisons couramment sont en petit nombre. Ce sont :

*Le Picroformol* préparé suivant la formule préconisée par R. Maire

Saturer d'acide picrique un mélange de :

| | |
|---|---|
| Formol à 40 % | 6 parties |
| Eau | 4 » |
| Acide acétique | 1 » |

C'est toujours lui qui nous a donné la fixation la meilleure pour les noyaux des basides, permettant une coloration ultérieure à l'hématoxyline des plus intenses; malheureusement il détruit complètement l'aspect que presentele cytoplasme vivant; la fixation dure un ou deux jours.

*Le liquide chromo-osmique de Laguesse* dont la composition suit (1) :

| | |
|---|---|
| Acide osmique à 1 % | 8 cm³ |
| Acide chromique « | 8 cm³ |
| Acide acétique | une goutte |

nous a donné d'excellents résultats pour la fixation des hyphes du carpophore, aussi bien pour le cytoplasme que pour le noyau, mais nous le trouvons, ainsi que le fixateur bien connu de Flemming, moins commode pour une étude rapide des basides que le picroformol. L'hématoxyline se fixe beaucoup moins bien qu'après fixation au picroformol sur les éléments du noyau autres que le nucléole. Le matériel à fixer doit y séjourner de un à deux jours.

*Le liquide de Regaud* dont la formule que nous employons est la suivante :

1. Rarement nous avons employé le fixateur de *Benda* qui est très voisin de celui de *Laguesse* et dont voici la composition :

| | |
|---|---|
| Acide chromique 1 % | 16 cm³ |
| Acide osmique 2 % | 4 cm³ |
| Acide acétique glacial | 2 gouttes |

Bichromate de potasse à 3 %... 4 parties
Formol commercial à 40 %...... 1 partie

conserve très bien le cytoplasme et ses inclusions; malheureusement il est impossible d'étudier les noyaux avec ce fixateur; ceux des hyphes apparaissent souvent comme des taches homogènes et dans ceux des basides, le nucléole est seul bien colorable, les filaments du spirème restant à peu près invisibles dans le nucléoplasme hyalin.

Ce fixateur doit être préparé au moment de l'emploi comme celui de Laguesse. Les objets y restent quatre jours après quoi on les transporte pour une semaine dans du bichromate de potasse à 3 %.

## B) **Le lavage**

Pour le lavage d'objets délicats comme les primordiums auxquels il faut éviter les frottements nous avons construit deux appareils très simples dont le schéma ci-dessus (fig. 1) donne une idée.

Le premier (fig. *a*) est utilisé pour les objets plus légers que l'eau.

L'arrivée de l'eau se fait par le sommet du flacon laveur et comme son départ a lieu tout à fait à la base du même flacon les objets à laver qui flottent ne peuvent pas venir obturer l'orifice de sortie de l'eau et sont par suite à l'abri de tout frottement.

Le second (fig. *b*) a été imaginé pour les échantillons qui tombent au fond du flacon de lavage; il s'ensuit que l'arrivée et la sortie de l'eau ont été inversées par rapport à ce qu'elles étaient dans l'appareil *a* :

La durée moyenne d'un lavage varie d'une demi-journée à une journée entière; après quoi les échantillons sont portés dans la série croissante des alcools et enfin conservés dans l'alcool à 90° ou 95° en attendant l'inclusion.

### C) L'inclusion

Elle a été faite suivant les procédés classiques d'inclusion dans une paraffine de préférence assez tendre (dont le point de fusion

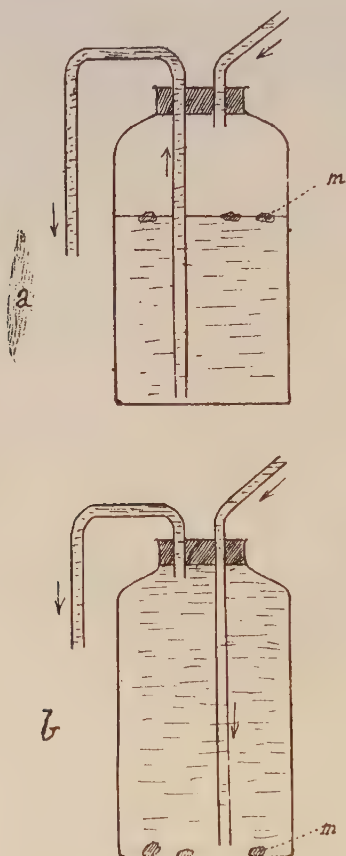



Fig. 1. — Flacons laveurs.
Les flèches indiquent le sens du courant d'eau. m : matériel à laver.

se trouve entre 52° et 54°), la durée du bain variant de quatre à vingt-quatre heures suivant la taille et la consistance des objets à inclure.

Nous avons fait quelques essais en supprimant la benzine

ou le xylol et en employant l'alcool butylique suivant la technique préconisée par M^elle^ Larbaud (thèse, 1923) mais nous n'y avons trouvé aucun avantage réel.

### D) **La coloration**

A peu près constamment nous avons utilisé la coloration à l'hématoxyline avec mordançage et régression à l'alun de fer ammoniacal. Voici la formule employée pour notre bain d'hématoxyline.

| | |
|---|---|
| Glycérine ........................ | 10 $cm^3$ |
| Alcool éthylique .................. | 10 $cm^3$ |
| Eau ............................. | 80 $cm^3$ |
| Hématoxyline .................... | 1 gramme |

Les membranes des champignons étant le plus souvent incolores deviennent difficiles à bien voir dans les préparations montées au baume de Canada si l'on n'a pas soin d'ajouter une coloration complémentaire; notre colorant de choix est le Rouge Congo (en solution saturée dans l'eau) qui a malheureusement l'inconvénient de ne pas persister indéfiniment dans le baume.

(L'usage de sulfate de cuivre qui a été préconisé pour fixer la coloration obtenue ne nous a pas paru recommandable.)

Néanmoins le Rouge Congo donne pendant plusieurs jours ou même plusieurs mois une teinte très brillante à beaucoup de membranes et facilite considérablement la lecture des préparations.

Accessoirement nous avons employé comme colorants : la safranine, le violet de méthyle, le vert lumière et l'orange G dont on trouvera les formules dans tous les traités de technique microscopique.

## MATÉRIEL

Nos matériaux d'étude ont été récoltés au cours de nombreuses excursions que nous avons faites, surtout au bois de Vincennes (environs de Paris) et dans les forêts d'épicéas de Bozel (Savoie).

Dans tous les cas les échantillons récoltés ont été fixés, soit sur place, soit immédiatement au retour; la fixation sur place, bien que très recommandable n'est pas toujours très pratique; elle ne présente certainement d'intérêt que dans l'étude des divisions nucléaires qui doivent se faire très rapidement. Pourtant nous avons observé des mitoses très nombreuses dans les basides des *Hygrocybe nigrescens* et *constans* sur des échantillons fixés deux heures ou même plus après la récolte.

Nous dirons quelques mots de la recherche des primordiums qui exige souvent une assez grande dose de patience. Il est assez facile de se procurer les états jeunes de certaines espèces, comme par exemple les Coprins dont le développement très rapide peut s'obtenir aisément au laboratoire; il en est de même pour les champignons qui poussent sur le bois ou sur des débris de plantes qui présentent une certaine consistance; mais lorsqu'il s'agit de jeunes stades d'espèces venant, soit sur la terre nue comme beaucoup de Russules, de Lactaires, soit dans les endroits herbus comme les Hygrocybes, etc... il en est tout autrement; les premiers sont généralement (quand on a la chance de les découvrir) souillés par la terre et les seconds sont difficiles à extraire intacts parmi les racines ou les rhizômes de la végétation phanérogamique dense des prés.

D'ailleurs il arrive bien souvent que des recherches prolongées n'amènent que la découverte d'états beaucoup trop âgés pour être de quelque utilité dans l'étude du développement.

Il ne faut pas croire qu'il suffit de chercher autour d'un adulte pour trouver des primordiums. De plus il y a des cas douteux où les récoltes ne peuvent être, d'une manière certaine, rapportées à un adulte déterminable; on trouve aussi parfois des primordiums qu'on ne peut identifier parce qu'il n'y a pas d'adulte dans le voisinage immédiat.

Il est rare que l'on récolte assez d'échantillons pour qu'il en subsiste une quantité suffisante après les tortures de la fixation, du lavage, de l'inclusion et de la coloration; c'est pourquoi dans pas mal de cas les intermédiaires nous manquent. Néanmoins

nous avons décrit ce que nous avons vu, nous promettant de revenir le plus tôt possible sur les points non élucidés.

Notre étude se divise tout naturellement en deux parties d'étendue très inégale : dans la première partie, très courte, nous donnerons quelques résultats obtenus sur des Basidiomycètes variés; dans la seconde qui constitue la majeure partie de notre travail, nous examinerons les Agaricacés d'une manière spéciale.

# PREMIÈRE PARTIE

## Notes sur quelques Basidiomycètes n'appartenant pas au groupe des Agaricacés

Le nombre des espèces étudiées dans ce groupe est si restreint qu'il n'est pas utile de donner un tableau synoptique des familles et des genres; nous nous en tiendrons à la classification à laquelle s'était arrêté notre Maître M. Patouillard (102).

### A) *BASIDIOMYCÈTES HÉTÉROBASIDIÉS*

#### Tribu des Septobasidiés

Dans le groupe des Auriculariacés caractérisé par les basides cylindriques divisées par des cloisons transversales en cellules superposées, les Septobasidiés se reconnaissent à la présence d'une probaside : « organe intermédiaire entre la baside et le filament qui la supporte » (Patouillard, *loc. cit.*).

Cette tribu comprend trois genres : *Iola* Möll., *Saccoblastia* Möll et *Septobasidium* Pat, formés en grande partie d'espèces exotiques.

Le genre *Iola* a été étudié dernièrement par Gäumann (1).

Les recherches si persévérantes et si précises de M. l'abbé Bourdot et de M. Galzin ont permis de découvrir en France deux

1. Cf. Gäumann (E), *Uber die Entwicklungsgeschichte von Iola javensis Pat. Annales mycologici*, 1922 (p. 272-289).

espèces nouvelles du genre *Saccoblastia* dont on ne connaissait en 1900 que deux espèces du Brésil.

Faute de matériel, nous n'avons pu les étudier; par contre, grâce à l'amabilité de M. l'abbé Bourdot et de M. Patouillard que nous ne saurions trop remercier nous avons pu nous procurer différents échantillons de *Septobasidium*.

M. l'abbé Bourdot nous a envoyé des exemplaires d'herbier des *S. Bagliettoanum* (Fr.) Bres, *Mariani* Bres et *Galzini* Bourd; ces trois plantes ayant été récoltées à Lamalou-les-Bains (Hérault), les deux premières sur chêne vert, la troisième sur *Erica arborea*.

*Septobasidium Bagliettoanum* (Fr.) Bres, forme des plaques irrégulières interrompues à contours bien nets rappelant, sauf la couleur fauve, les échantillons vétustes de lichens du genre *Parmelia*.

Les coupes montrent que ces plaques sont formées de filaments dressés grêles (3,5-4 µ de diamètre) à parois épaisses d'un jaune brun; on y voit des cloisons transversales; elles sont dépourvues de boucles. Ces filaments se ramifient dans leur partie supérieure et les branches terminales qui sont très courtes s'intriquent en une mince croûte de texture dense où se trouvent les probasides que nous étudierons d'une manière plus détaillée chez *S. Michelianum*.

A l'inverse de l'espèce précédente qui est facile à séparer du support *S. Mariani*, Bres (1) est étroitement adhérent et ses bords exactement appliqués ne se relèvent jamais, bien que sa structure soit très semblable.

Chez *S. Galzini* Bourd qui est une plante très mince, les hyphes de 3,5 µ de diamètre sont plus brunes que fauves et les probasides sphériques mesurent 11-12 µ.

Nous étudierons d'une manière plus approfondie *Septobasidium Michelianum*. (Ces) Pat dont notre Maître M. Patouillard nous a fourni un grand nombre d'exemplaires vivants provenant du midi de la France.

1. Les échantillons que nous a si aimablement communiqués sous ce nom M. l'abbé Bourdot sont déterminés comme *S. Michelianum* par M. Patouillard.

**1° Observations sur le vivant.** — Nos observations sur le vivant sont résumées dans notre figure 2.

Dans les échantillons qui nous sont parvenus nous n'avons pas observé de basides ni de spores ; le voyage avait sans doute interrompu la sporulation à moins que celle-ci ne fût encore commencée. Quoi qu'il en soit les probasides que l'on trouve en abondance, sessiles ou à peu près, sur les dernières ramifications des hyphes superficielles de la croûte sont exactement sphériques et mesurent en moyenne 9-10-(13 μ). Leur membrane, incolore, est distinctement épaissie et leur contenu présente de très nombreuses vacuoles rondes faciles à colorer par le rouge neutre et des boules de graisses très réfringentes dont nous avons pu réaliser la coloration vitale par le bleu d'indophénol (fig. *a*).

Après avoir abandonné la plante à l'humidité pendant un ou deux jours, nons l'avons vue se couvrir d'une pruine blanche formée par les basides et leurs spores ; en examinant attentivement la suite des phénomènes, on voit que la probaside pousse d'abord un tube germinatif apical qui s'allonge considérablement (jusqu'à 70 μ) et où passe tout le cytoplasme (fig. *b*); ce tube qui est la jeune baside ne tarde pas à grossir (fig. *c*) et dans son cytoplasma granuleux on distingue assez nettement 4 sphérules hyalines qui représentent les noyaux (*noy.* fig. *c*).

L'insertion de la baside sur le sac persistant de la probaside étant extrêmement fragile on trouve presque toujours les basides séparées comme les représentent nos fig. *c*, *d*, *e*, *f*.

Plus tard, trois cloisons transversales isolent les noyaux les uns des autres ; en même temps dans chaque loge ainsi délimitée le protoplasme se creuse de grosses vacuoles rondes qui ne permettent plus l'observation vitale des noyaux (fig. *d*, *e*); chaque article pousse latéralement un prolongement qui portera la spore où passe tout le cytoplasme ; nos fig. *e* et *f* montrent la manière dont les spores s'attachent sur ce stérigmate ; après la chute de la spore le stérigmate se détruit à l'extrémité (fig. *f*) et seule sa partie basilaire persistante en marque la trace.

Les spores ainsi formées sont arquées (fig. *g*, *h*,) et leur pro-




Fig. 2. — *Septobasidium Michelianum* (Ces) Pat.

*a*: probaside; *b*, *c*: jeunes basides; *d*, *e*: basides mûres; *f*: vieille baside vide de cytoplasme et ayant déjà perdu 3 spores; *g*: spore primaire uninucléée; *h*: spore primaire accidentellement binucléée; *i*: spore primaire ayant produit deux spores secondaires; *j*, *k*: spores primaires vides après la chute de la spore secondaire produite par chacune d'elles; *l*,: spore secondaire produisant des conidies; *conid.*: conidie; *noy*: noyau; *sp*: spore primaire; *ss'*: spore secondaire; *hl*: hile; *tg*: tube germinatif; *vac*: vacuole (Gr: 1.000/1).

fil rappelle quelque peu celui d'un bateau; en particulier la région avoisinant le hile (*hl* fig. *g*) présente une forme spéciale rappelant celle d'une proue de navire ; leur membrane est mince et dans leur contenu finement granuleux on distingue fort bien un seul noyau (c'est par exception que la fig *h.* montre deux noyaux); ces spores que nous appellerons **spores primaires** mesurent 22-26 × 4-5 μ; elles ne tardent pas à pousser en un point quelconque un prolongement gros et court puis conique tout à fait semblable à un stérigmate de baside et qui porte à son sommet une **spore secondaire**.

Dans le cas où la spore primaire était binucléée, une cloison transversale la rend biloculaire et chaque loge pousse un stérigmate; la spore primaire a donc donné deux spores secondaires (fig. *i*) au lieu d'une seule comme dans le cas le plus fréquent (fig. *j*, ***k***,); nous insisterons sur le fait que la sporulation de la spore primaire est analogue en tous points à celle de la baside; la spore primaire nous apparaît donc comme un simple prolongement de la baside.

Une coloration vitale au rouge neutre des spores primaires nous montre une multitude de sphérules rouges de très petite taille, immobiles et éparses dans le protoplasme.

Les spores secondaires paraissent d'abord identiques avec les spores primaires; une observation attentive montre cependant qu'elles sont plus petites (16-22 × 4 μ) et surtout elles diffèrent de ces dernières en ce qu'elles prennent rapidement 3 à 6 cloisons transversales (fig. *l*); dans chacune des loges ainsi obtenues le protoplasme se fait rare autour d'une grosse vacuole centrale; chaque logette produit une ou deux *conidies* ellipsoïdes de très petite taille (3,7 × 1,5 μ); une coloration au rouge neutre montre alors un petit nombre de sphérules rouges (précipitations métachromatiques) dans chaque logette de la spore secondaire; la conidie en contient seulement une ou deux.

2° **Observations sur le matériel fixé.** — Si les coupes au microtome facilitent l'étude anatomique elles rendent au con-

traire impraticable une étude cytologique des basides, car celles-ci sont disposées tout à fait irrégulièrement puisque nous avons vu qu'elles quittaient très facilement leur point d'attache; et effectivement malgré le grand nombre de nos préparations nous n'avons pu trouver aucun noyau en division.

Pour une étude anatomique d'ensemble nous recommanderons comme colorations : la double coloration : safranine, vert

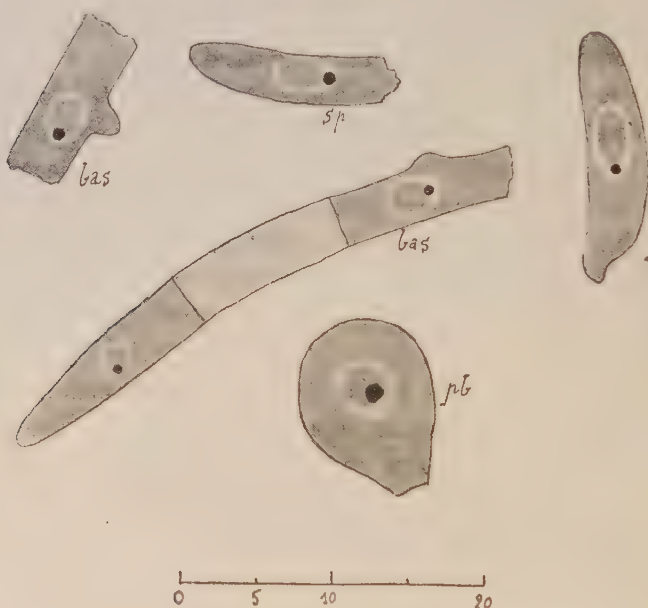



Fig. 3.— *Septobasidium Michelianum* (Ces) Pat.
*pb* : probaside ; *bas* : baside ; *sp* : spore primaire.

lumière, et surtout la triple coloration de Flemming; on constate alors que la structure est très semblable à celle que nous avons décrite plus haut chez *S. Bagliettoanum*, mais ici on distingue fort bien dans le feutrage des filaments les restes des corps de cochenilles qui sont littéralement farcies de champignon. *Septobasidium Michelianum* n'est qu'en apparence seulement, corticole; en réalité, il englobe les cochenilles qui vivent

sur les écorces mais nous ne savons encore jusqu'à quel point ce mode de vie peut être qualifié de parasitisme.

Dans les filaments brunâtres qui constituent la croûte formée par le champignon, les noyaux ont déjà complètement disparu et on ne trouve dans l'intérieur de ces hyphes que des précipitations irrégulières que l'hématoxyline colore très fortement.

Dans les probasides mûres, on voit le gros noyau de fusion qui présente un stade spirème comme c'est le cas dans les basides à évolution normale mais nous n'avons pu suivre les phénomènes qui se produisent alors; toutefois il est bien probable que la division de ce noyau a lieu dans le tube germinatif constituant le jeune baside et non dans le sac de la probaside où elle aurait été très facilement visible; quoi qu'il en soit,la baside mûre contient quatre noyaux et chaque spore primaire en reçoit un; ces noyaux sont de très petite taille et présentent un nucléole très nettement excentré et un nucléoplasme homogène limité par une auréole pâle très distincte. (voy. fig. 3).

Nous nous proposons de revenir prochainement sur l'étude cytologique des *Septobasidium* en employant une technique spéciale.

## Tribu des Trémellés

Dans cette tribu caractérisée par ses basides subglobuleuses, divisées en deux ou plus souvent quatre loges monosporiques par des cloisons verticales ou obliques se coupant en croix nous n'étudierons ici que : *Tremella gemmata* Lév., *Sebacina glœocystidiata* n. sp. et *Protohydnum lividum* Bres.

### *Tremella gemmata* Lév.

Les exemplaires étudiés provenaient de la forêt de Carnelle et avaient été fixés au picroformol; en voici une description :

« Masses pulvinées de 4-10 mm. de diamètre sur 2-3 mm. d'é-

paisseur, d'un gris hyalin, contenant un petit noyau blanc (oxalate calcique) visible par transparence.

Spores subcylindriques arquées 13 × 5 μ contenant deux noyaux.

Basides subglobuleuses 11-12 × 10 μ tétrasporiques. »

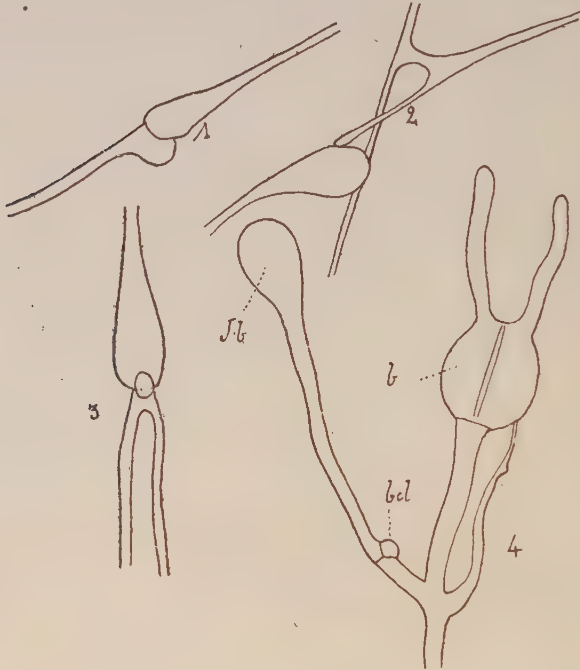



Fig. — 4. *Tremella gemmata* Lév.
1 à 3 : hyphes à renflements en oignon au niveau des cloisons ; 4 : hyphes hyméniales ; *b* : baside adulte ; *jb* : jeune baside ; *bcl* : boucle d'anastomose.

Les hyphes fortement gélifiées qui constituent cette plante sont extrêmement grêles (1 μ de diamètre) mais par endroits au niveau des cloisons transversales, elles présentent des renflements ampullaires (fig. 4) qu'on doit peut-être considérer comme des boucles d'anastomoses ; d'ailleurs, les boucles existent d'une manière certaine chez *Tremella gemmata* comme on peut

le voir d'une manière très claire en regard de la cloison basilaire du pédoncule des jeunes basides (fig. 4).

Nous avons essayé une coloration vitale des basides au moyen

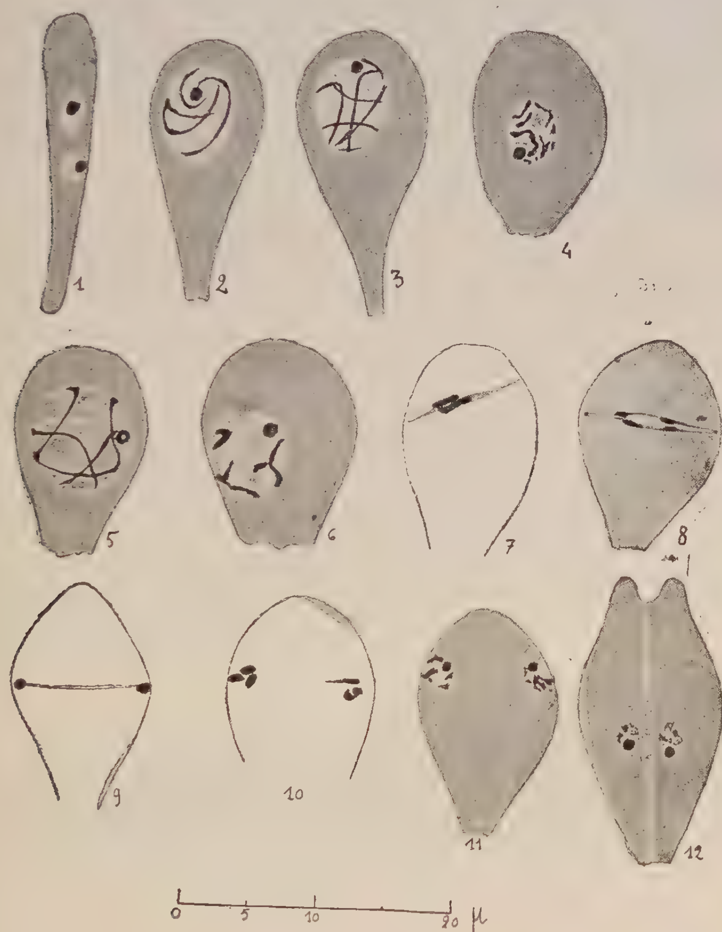



Fig. 5. — *Tremella gemmata* Lév. picroformol fix. ; hématoxyline col. (Gr. : 1800/1.)

1 : jeune baside avant la fusion des deux noyaux ; 2 à 6 : synapsis du noyau de fusion ; 7 : mitose au stade de la plaque équatoriale ; 8 : mitose un peu après ce stade ; les deux chromosomes se sont divisés en deux ; 9 : anaphase ; 10, 11 : formation des deux noyaux fils ; 12 : baside mûre cloisonnée et à 4 noyaux (deux d'entre eux seulement sont visibles sur le dessin).

du violet dahlia puis du rouge neutre, mais nous n'avons pu colorer que les vacuoles ou des précipitations métachromatiques animées de mouvements browniens que l'on retrouve également dans les filaments environnants.

Sur les coupes de matériel fixé et coloré on voit que l'évolution dans les basides est normale et les dessins que nous en donnons (fig. 5) nous dispensent d'explications complémentaires; nous remarquerons pourtant que le fuseau de division du noyau est transversal ou un peu oblique et qu'il semble n'y avoir que deux chromosomes.

*Sebacina glœocystidiata* n. sp.

A l'inverse de la plante précédente qui est fortement gélifiée et dont les basides sont plongées dans la gelée, cette espèce ne semble aucunement gélatineuse et ses basides disposées en hyménium ne sont pas entremêlées de filaments gélifiés.

A cause de la présence d'abondantes glœocystides nous rangeons cette espèce dans la section *Bourdotia* Bres. du genre *Sebacina*, section qui, à notre connaissance, ne comprend chez nous que le *Sebacina Galzini* Bres. qui est une plante beaucoup plus épaisse.

Voici une brève diagnose de *S. glœocystidiata* que nous avons récolté en Savoie sur le bois très pourri de l'épicéa.

« Enduit tendre et ténu, grisâtre, non gélatineux. Spores courtement elliptiques 7-8 × 5-7 μ. Basides tétrasporiques 12 × 10 μ Cystides (28) 30-40 (52) × 7,5-8 (9) μ. »

Nous avons étudié des exemplaires fixés, les uns au picroformol, les autres au liquide de Regaud, et les résultats de nos observations consignés ci-après sont illustrés par la planche I.

**Etude du matériel fixé au picroformol.** — Nous avons réussi une double coloration : safranine + vert lumière, qui nous a donné des résultats excellents au point de vue de la distinction facile des filaments du champignon à travers le bois; en effet, filaments et cytoplasme des basides du champi-

gnon se colorent en vert alors que les débris de bois retiennent énergiquement la safranine.

Mais pour l'étude cytologique il est bien évident que l'hématoxyline est plus utile, donnant des préparations moins jolies peut-être, mais plus nettes.

La fixation au picroformol, excellente pour les basides est tout à fait défectueuse pour les cystides dont le contenu se précipite en volumineux globules colorables très réfringents.

L'évolution nucléaire dans les basides est tout à fait normale; on voit très bien après la caryomixie habituelle le gros noyau de fusion avec son nucléole et ses filaments chromatiques assez fins et réguliers; ensuite le nucléole disparaît en même temps que les filaments chromatiques deviennent plus trapus et irréguliers et le fuseau transversal apparaît avec centrosomes bien visibles et un nombre de chromosomes indéterminable mais pourtant très faible (peut-être deux); la baside mûre et cloisonnée contient un noyau dans chacune de ses quatre loges et la spore est uninucléée.

Nous ne nous attardons pas sur les détails qui sont figurés dans notre planche I.

**Etude du matériel fixé au liquide de Regaud.** — L'intérêt de cette dernière fixation réside dans ce que le contenu des cystides garde son aspect réel ; il paraît ponctué par une multitude de gouttelettes jaune doré (1), réfringentes, densément pressées les unes contre les autres; les noyaux ont complètement disparu mais on trouve souvent, tout contre la membrane de la glœocystide, des lignes ou bandelettes généralement hélicoïdales qui fixent fortement l'hématoxyline et que nous considérons comme des restes de cytoplasme.

La figure 12 de notre planche I montre l'aspect présenté par l'hymenium dans une préparation fixée au liquide de Regaud;

1. Ces gouttelettes sont probablement formées de composés tanniques puisqu'elles se colorent en jaune par le bichromate de potasse.

on y voit très bien les jeunes basides disposées à l'air libre et non entourées de filaments stériles gélifiés et les glœocystides.

*Protohydnum lividum.* Bres.

Nous avons quelques doutes sur l'identification de cette espèce qui n'a été que très rarement signalée, en France en particulier (Cf. Bourdot et Galzin, 31).




**Fig. 6. — *Protohydnum lividum.* Bres.**
**A : hyphes du sommet d'un aiguillon (Gr. : 1.000/1).**
**B : Port des aiguillons (Gr. 45/1). *s* : support.**

La plante dont la description suit ne paraît pas rare dans les forêts d'épicéas de Savoie sur les vieilles souches, entre l'écorce et le bois, parfois envahissant les mousses environnantes.

« Plante d'un blanc hyalin recouvrant le bois d'une pubescence formée de très petits aiguillons (1 mm. de hauteur) serrés mais ne semblant pas réunis par la base, géotropiques. ( fig. 6).

Spores obovales 6 × 4,2 µ à contenu uninucléé, se renouvelant.

Basides globuleuses 8-9 µ tétrasporiques. Axe des aiguillons

composé de longues hyphes filiformes (1,5-2 μ de diamètre) à parois minces dans leur partie supérieure (extrémité libre obtuse, indifférenciée), plus grosses (3-4 μ de diamètre) et à parois assez épaisses vers la base des aiguillons. »

C'est une plante non gélatineuse qui ne paraît pas devoir rentrer dans le genre *Tremellodon* où Patouillard a placé les *Protohydnum*.

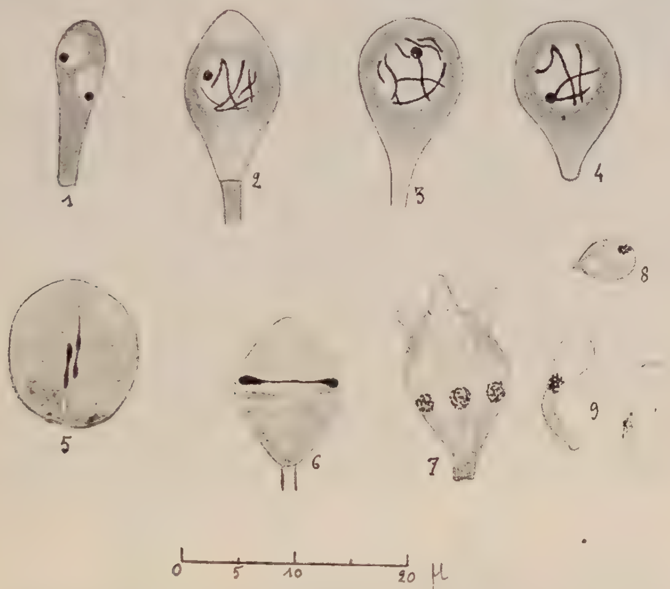



Fig. 7. — *Protohydnum lividum* Bres.
Evolution des basides. 1 : jeune baside avant la caryomixie ; 2 à 4 : spirèmes du gros noyau de fusion ; 5 : première mitose (baside vue par-dessus) ; 6 : anaphase de la deuxième mitose ; 7 : baside adulte cloisonnée avec ses quatre noyaux (3 seulement sont visibles ici) ; 8 : spore ; 9 : spores germant en se renouvelant (Gr. : 1.500/1).

Nous en avons fait l'étude cytologique sur des exemplaires fixés au picroformol et la figure 7 résume nos observations.

Les coupes au microtome permettent de voir que les aiguillons sont réunis les uns aux autres par un subiculum ténu qui ne porte pas de basides ; celles-ci n'existent que sur les aiguillons et manquent à leur sommet.

En attendant de mieux connaître le type de *Protohydnum*

*lividum* Bres. qui paraît différer assez sensiblement, par l'habitat en particulier, nous proposons notre plante comme simple variété de ce dernier sous le nom de *Protohydnum piceicolum* nov. var.

## B) *BASIDIOMYCÈTES HOMOBASIDIÉS*

En dehors des Agaricacés qui appartiennent à ce groupe et dont l'étude fait l'objet de la deuxième partie de notre travail nous n'avons fait d'observations cytologiques intéressantes que sur

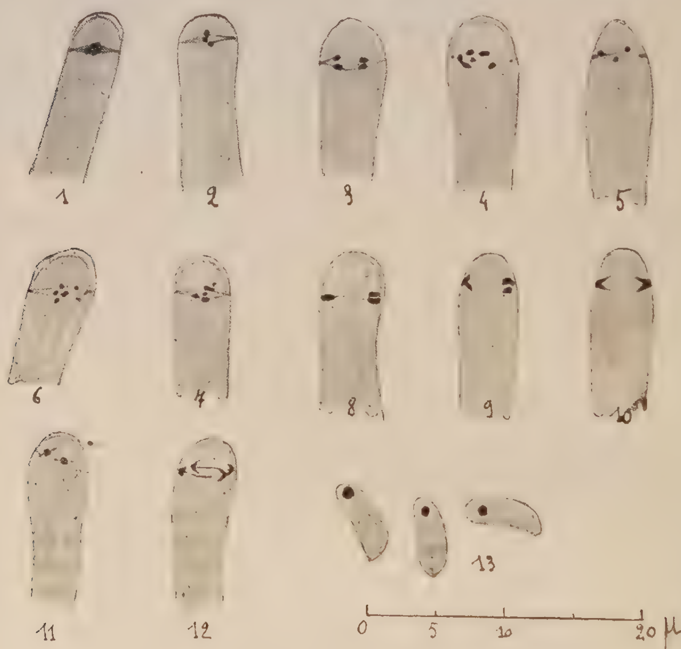



**Fig. 8. — *Typhula candida* Fr. picroformol fix. hématoxyline col. (Gr. 1.800/1).**
**1 à 7 : première mitose des basides; 8 à 10 : anaphases de la première mitose; 11 : deuxième division; 12 : anaphase de cette deuxième division; 13 : spores avec leur noyau.**

*Typhula candida*, *Corticium niveo-cremeum* et *Stereum gausapatum.*

Chez *Typhula candida* Fr. et *Stereum gausapatum* Fr.

les fuseaux de division dans les basides sont nettement transversaux et ces espèces ne peuvent par suite être rapportées au groupe des Cantharellinées de R. Maire qui comprend d'après ce dernier auteur les *Clavaria* et les *Peniophora*, plantes respectivement affines aux *Typhula* et aux *Stereum* mais à fuseaux longitudinaux ou obliques.

Il faudra donc être excessivement prudent dans l'utilisation de ce caractère en systématique et le temps ne nous paraît pas encore venu de l'employer dans la diagnose des grands groupes étant donné le petit nombre d'espèces dont l'étude cytologique a été faite jusqu'ici.




Fig. 9. — *Corticium niveo-cremeum* v. H. et L.

1, 2: basides vivantes (non colorées) contenant au sommet un corps sphérique entouré d'un auréole de vacuoles ; ce.

2 à 10: Flemming fix; hématoxyline col.

3 : jeune baside avec corps chromophile au sommet; 4,5: basides dépourvues de sphère chromophile avec noyau de fusion *n* au stade spirème ; 6: baside contenant au-dessus du gros noyau de fusion *n*, une sphère chromophile *ce* entourée d'une auréole claire ; 7 à 9 : basides poussant leurs stérigmates et contenant 4 noyaux fils (la baside 7 contient une sphère chromophile qui manque en 8 et 9); 10 : spore contenant un noyau *n* et une sphère auréolée *ce* (Gr. ; 1.500/1).

Les *Typhula* et *Stereum* à cause de la toute petite taille de leurs éléments hyméniens, ne sont d'ailleurs pas des exemples favorables pour l'étude détaillée des mitoses; nous représentons les mitoses de la baside de *Typhula candida* (fig. 8) sur du matériel fixé au picroformol.

*Corticium niveo-cremeum* v. H et L que nous avons étudié après fixation au liquide de Flemming est intéressant par ses basides hexasporiques qui ne contiennent à maturité que quatre noyaux de sorte qu'il doit y avoir deux spores vaines par baside (c'est-à-dire deux spores privées de noyaux) mais aussi parce qu'on trouve souvent (mais non constamment) vers le sommet de certaines basides une grosse sphère très chromophile entourée d'une auréole pâle et sur la nature de laquelle on n'est guère fixé; cette sphère est déjà bien visible sur le vivant bien qu'incolore et est alors entourée d'une rosette ou d'une couronne de petites vacuoles (fig. 9).

---

# DEUXIÈME PARTIE

## Etude des Agaricacés

Ce groupe a été distingué par Patouillard (102) des autres Hyménomycètes homobasidiés par le développement hémiangiocarpe de ses espèces, qui sont entourées par une enveloppe générale, au moins dans le jeune âge.

R. Maire (90) a admis cette définition des Agaricinées en retirant toutefois de ce groupe les Chanterelles qui sont des formes gymnocarpes dont la baside irrégulière présente des fuseaux longitudinaux ou obliques, alors que les vraies Agaricinées ont une baside de type supérieur à fuseaux apicotransverses.

Bien antérieurement, Fayod (52) étudiant attentivement le développement d'un grand nombre d'espèces avait pourtant montré l'existence d'Agarics gymnocarpes, et arrivait à la conclusion suivante : « Le développement des formes n'a donc de valeur réelle au point de vue de la systématique, que pour des formes très voisines par leur structure. »

Les travaux des auteurs modernes sur ce sujet ont au contraire tendu à généraliser l'origine interne de l'hyménium dans le groupe qui nous occupe, mais on voudra bien admettre qu'ils se sont le plus souvent adressés à des espèces pour lesquelles l'angiocarpie était la moins douteuse, c'est-à-dire des champi-

gnons qui chez l'adulte montrent une volve : *Amanita* (10), *Coprinus* (12) (82) (83), un anneau : *Lepiota* (9) (13), *Armillariella* (7), *Pholiota* (118) *Psalliota* (5) (6) (11) (83), *Stropharia* (139) ou au moins une cortine évidente : *Cortinarius* (47), *Nematoloma* (3).

Nous allons montrer au cours de cette étude qu'il y a un assez grand nombre d'Agarics gymnocarpes, que plusieurs Bolets (peut-être la plupart) le sont également, de sorte qu'il n'est pas possible de maintenir dans la définition du groupe des Agaricacés tel que l'ont conçu Patouillard (102) puis R. Maire (90) le caractère de l'hémiangiocarpie.

Reste le second caractère énoncé par Patouillard (102) en ces termes : « La portion hyménifère est nettement délimitée dès le début et ne présente pas l'accroissement centrifuge que nous avons constaté chez les gymnocarpes ». C'est d'après nous un caractère des formes supérieures seulement et nous avons montré chez *Lactarius rufus*, *Leucopaxillus paradoxus*, *Boletus flavus*, un accroissement centrifuge de l'hyménium qui se développe lentement en commençant à se différencier sur le stipe.

Il faut donc revenir au caractère primitif tiré de la configuration de l'hyménium, lamellé chez les Agaricés et poré chez les Bolétés, les Paxillés montrant des transitions entre ces deux types d'ornementation.

Nous commencerons par l'étude des Agaricés.

Obligés, bien à contre cœur, dans l'état actuel des connaissances sur ce sujet d'adopter une classification, nous suivrons dans les grandes lignes les travaux de Fayod (52) et de Patouillard (102) et rangerons les différentes espèces étudiées par nous, dans l'ordre suivant :

Chair composée de vésicules globuleuses (sphérocystes) groupées dans les mailles formées par des faisceaux d'hyphes grêles.

Spores subglobuleuses, bleuissant par l'iode . . . . . . . . . . . . . . . . Série des Lactaires

Chair du stipe fibreuse chez l'adulte.

- Spore typiquement incolore avec une membrane mince sans pore germinatif.
  - Stipe continu avec le chapeau ou de consistance coriace.
    - Basides longues; espèces terrestres, molles, de consistance charnue ou céracée . . . . Série des Hygrophores
    - Espèces coriaces, souvent lignicoles à stipe fréquemment excentré ou nul. . . . . . . . . . Série des Lentinus
    - Espèces charnues, terrestres à basides de longueur moyenne. Série des Tricholomes
  - Stipe charnu, distinct du chapeau. Espèces nettement angiocarpes.
    - lames à trame bilatérale se développant comme celles des Coprins. Spore à membrane mince, sans pore. . . . . . . . . . . . . Série des Amanites
    - lames à trame régulière ou s'emmêlant. spore à membrane mince ou épaisse, incolore ou colorée, avec ou sans pore germinatif. . . . . Série des Lépiotes
- Spore colorée à membrane souvent épaissie, parfois double.
  - Spore rose sans pore germinatif.
    - spore bosselée anguleuse ou plissée. Trame des lames régulière. Stipe continu avec le chapeau. . . Série des Goniosporés
    - spore non bosselée. Trame renversée. Stipe distinct du chapeau. Série des Pluteus
  - Spore jaune, rouillée ou brune. . . . . . . . . . . . . . . . . Série des Ochrospores
  - Spore brun foncé, violette ou noire avec un pore germinatif . . . . Série des Coprins

## A) AGARICÉS

### I. — *SÉRIE DES LACTAIRES*

La série des Lactaires comprend deux genres très affines *Russula* et *Lactarius* dont le second ne diffère guère du premier que par la présence d'un lait le plus souvent opaque. Ces deux genres s'éloignent considérablement des autres Agarics par la structure de leur chair et il est extrêmement délicat de rechercher leur origine.

A la suite de Fayod (52) qui pensait que leur parenté allait peut-être du côté de l'*Hygrophorus caprinus Scopoli*, les auteurs modernes : R. Maire (90), Vuillemin (130) ont fait dériver les Russulacées des Hygrophoracées.

Ceci nous paraît bien peu vraisemblable car l'H. *caprinus* a une spore lisse dont la membrane ne bleuit pas sous l'action des réactifs iodés d'après nos observations et sa structure nous paraît encore bien éloignée de celle des Russules ; il est vrai que, comme l'a dit Fayod (52) : « on doit avouer que l'on ne connaît aucun autre Agariciné qu'on puisse comparer soit aux Lactaires, soit aux Russules. »

L'erreur primitive est peut-être due à ce que les auteurs modernes font dériver tous les champignons à lamelles d'une souche unique au niveau des Cantharellinées ; il faudra plus probablement se rallier à l'opinion émise par Bucholtz (1) qui

1. Bucholtz (F) *Zur Morphologie und Systematik der Fungi hypogæi.* Ann Mycol., 1903 (p. 152-174).

Bucholtz a surtout étudié le *Secotium* (Elasmomyces) *Krjukowense* Buch. et a montré que cette plante est gymnocarpe comme les Lactaires que nous avons étudiés ; les coupes de stades de 1,6 mm. qu'il a figurées rappellent beaucoup celles que nous ont donné les Lactaires sauf que l'irrégularité des plissement hyméniaux y a déjà formé des logettes ; la columelle de cette espèce rappelle par sa structure le stipe des Russules, les spores sont rondes et épineuses amyloïdes et on trouve quelquefois des cystides dans l'hyménum des jeunes stades. (Chez une autre espèce, *Secotium Mattirolianum*, les

a signalé la parenté possible des Lactaires et des Russules avec les Sécotiacées remarquant que des deux côtés on retrouve dans la chair des amas de sphérocystes disposés dans les mailles d'un feutrage d'hyphes grêles et sur les basides des spores de forme semblable bleuissant par le chloroiodure de zinc.

C'est pourquoi nous avons séparé d'abord la série des Lactaires à la base des Agaricacés. Les Russules ont été magistralement étudiées par R. Maire (92).

Nous avons plus spécialement porté notre attention sur les Lactaires et nous résumons ci-dessous nos observations.

**Lactarius.** Pers.

Du point de vue *anatomique* il est intéressant de signaler que chez *L. helvus* Fr. on trouve dans la trame des lames des îlots ou rosettes de sphérocystes remontant assez loin vers l'arête; on sait en effet que ce caractère qui est une règle chez les *Russula* est au contraire l'exception chez les *Lactarius.*

Du point de vue *macrochimique* nous avons remarqué qu'il peut être utile de noter la coloration prise par le latex en présence de potasse (solution aqueuse concentrée) ; par exemple chez les espèces suivantes il prend une coloration orangée ou jaune d'ocre :

L. *scrobiculatus*, *torminosus*, *resimus*, *pyrogalus*, *blennius*, *vietus*, etc. alors que chez le plus grand nombre il reste immuable comme chez les : *L. turpis*, *controversus*, *vellereus*, *pallidus*, *zonarius*, *fuliginosus*, *rufus*, *aurantiacus*, *camphoratus*, etc.

Chez les espèces à lait abondant la réaction est très nette par simple contact de potasse avec la chair du chapeau, mais chez d'autres, *L. blennius* par exemple, une goutte de réactif déposée sur une coupe du pileus ne nous a rien donné, alors que

cystides sont même nombreuses) autant de caractères indiquant des affinités étroites avec les plantes de la série des Lactaires.

Mais, comme l'a remarqué Bucholtz, il est impossible actuellement de préciser si ce sont les Secotiacées qui ont donné naissance aux Russules ou au contraire si ces dernières sont la souche des *Secotium* qui devraient alors leur atrophie à l'existence souterraine.

l'on obtient facilement le virage au jaune d'ocre en triturant sur une lame de verre le lait et la potasse.

En utilisant le réactif sulfoformolique d'Arnould et Goris mis à la mode par R. Maire (92) nous avons découvert une réaction particulière jusqu'ici au *L. resimus*; une coupe de lames montée dans une goutte de réactif devient d'un bleu vert intense, changement de coloration que nous avons en vain recherché chez une espèce voisine : *L. torminosus.*

Enfin du point de vue *ontogénétique* nous avons étudié *L. rufus.*

*Développement du Lactarius rufus.* Scop. — Cette espèce, très commune est suffisamment bien définie pour que nous nous dispensions d'insister sur ses caractères distinctifs.

Nous avons essayé d'élucider le développement sur du matériel récolté dans la mousse des forêts d'épicéas et fixé au liquide de Regaud.

Le plus jeune stade à la forme d'une aiguille mesurant 1,5 ×0,4 mm. et dont la pointe est tournée vers le haut; les coupes longitudinales y montrent déjà deux sortes d'hyphes; les unes emmêlées et presque vides constituent la partie fondamentale du primordium, les autres sont pour la plupart localisées suivant l'axe; elles sont grêles (2-3 μ) très régulièrement allongées verticalement et contiennent des noyaux bien colorables avec nucléole bien net et nucléoplasme finement granuleux, et des cristalloïdes basophiles assez nombreux, surtout vers la base du champignon; leurs cloisons transversales sont très distantes et délimitent des articles binucléés qui émettent souvent une ou deux ramifications à leur partie supérieure, immédiatement au-dessous d'une cloison.

Petit à petit, dans la suite de l'évolution, un étranglement du sommet du primordium produit les rudiments d'un chapeau et dès cet instant les hyphes du sommet du champignon et celles de l'écorce du stipe présentent de gros noyaux très colorables.

Un stade de 2,5 mm. de haut nous montre que suivant l'axe du stipe se différencient déjà les rosettes par arrangement des

hyphes fondamentales devenues vésiculeuses (sphérocystes) autour des hyphes axiles dans lesquelles on distingue toujours les cristalloïdes. Vers les surfaces, vers l'écorce du stipe en partilier et dans les intervalles des rosettes on trouve des hyphes connectives grêles à noyaux très chromophiles.

Un stade de 3 mm. de haut nous montre une chapeau conique dont la marge est retombante. Les parties les plus colorables par l'hématoxyline sont la face inférieure du pileus et la surface du pied au sommet; la région au contraire la moins chromophile est l'axe du stipe à cause de ses sphérocystes; ces derniers n'existent pas encore dans le chapeau (fig. 10).

Dans toute la chair piléique et dans la région corticale du stipe on trouve des laticifères irréguliers reconnaissables à la coloration noire qu'ils prennent généralement à l'hématoxyline d'une manière intense et uniforme. De quels éléments ont-ils pris naissance? C'est là un problème bien délicat qu'on ne pourra résoudre d'une manière certaine qu'après un grand nombre d'observations; le fait que dans le plus jeune stade étudié, nous avons trouvé à la partie supérieure du primordium des hyphes axiles uniformément colorées en noir nous fait incliner à penser que les laticifères dérivent de ces hyphes axiles; nous ferons toutefois remarquer que dans celles-ci on trouve constamment des cristalloïdes alors que nous n'avons pu en voir dans les latificères.

Entièrement différente à ce sujet est l'opinion de Fayod (52) qui voyait dans les laticifères des Lactaires : « des sphérocystes qui ont été dérivés à d'autres fonctions ».

Quant aux recherches de G. de Istvanffi et de O. Johan. Olsen (65) elles sont loin à notre avis d'avoir résolu la question.

A la partie supérieure du stipe les hyphes superficielles claviformes, contenant deux noyaux rapprochés et disposés l'un au-dessus de l'autre, se dressent en palissade; elles sont entremêlées de cystides très saillantes, aiguës, renfermant deux noyaux dans un cytoplasme un peu granuleux avec une vacuole qui fixe le rouge Congo.

La face inférieure du chapeau, formée d'hyphes très grêles

(1,5 μ) bourrées de cytoplasme et serrées en palissade ne présente pas de cystides et les coupes tangentielles montrent qu'elle est encore unie.




**Fig. 10. — *Lactarius rufus Scop.***
**Jeune stade coupé suivant l'axe du stipe (Gr. : 35/1)**
**c : cystides du sommet du stipe; *l* : laticifères exclusivement corticaux dans le stipe; *r* : rosettes de sphérocystes dans la moelle du stipe ; *sh* : sillon hyménial.**

Enfin lorsque le champignon atteint 6-7 mm. de haut la marge du chapeau s'enroule en-dessous et la chair piléique renferme de nombreuses rosettes de sphérocystes analogues à celles que nous avons vu se former précédemment dans le stipe; la surface inférieure du chapeau présente des lames subplici-

formes à arête encore arrondie obtuse mais déjà hérissées de cystides innombrables comme celles décrites plus haut sur le stipe.

Si l'on étudie les laticifères que contient le chapeau à ce stade on voit que ce sont de gros tubes cylindriques (10 μ environ de diamètre) onduleux et suivant des directions tout à fait irrégulières; leur contenu retient l'hématoxyline d'une manière particulièrement énergique et il est difficile d'arriver à une différenciation convenable; on peut y distinguer dans les cas favorables et en certains endroits seulement plusieurs noyaux dont chacun montre nettement un nucléole; quant au contenu qui est en tous points analogue à celui des cystides, il est difficile de se prononcer à son égard; il semble consister en un cytoplasme très peu colorable et réduit à un réticulum dense mais subtil.

*Lactarius rufus* est donc gymnocarpe; nous avons également vérifié la gymnocarpie de *L. scrobiculatus* mais n'avons pu étudier l'origine des laticifères faute de matériel assez jeune.

## II. — *SÉRIE DES HYGROPHORES*

Cette série qui paraît dériver des Chanterelles par l'intermédiaire des *Camarophyllus* comprend pour nous deux tribus : les Hygrophorés qui sont les formes typiques et les Mycénés à basides courtes mais qui paraissent en descendre directement.

### Tribu A. — Hygrophorés

L'étude anatomique des lamelles entreprise par Fayod (52) n'a fait qu'accentuer les différences entre les trois genres de ce groupe que Fries (55) avait déjà distingués comme sections d'après des caractères macroscopiques.

Nous exposerons successivement pour chacun des genres les résultats de nos observations, tant anatomiques que cytologiques.

**Camarophyllus** (Fr.) Fayod.

Parmi les espèces blanches de ce genre, les auteurs sont loin d'être d'accord sur les caractères distinctifs des *C. niveus et virgineus* et formes voisines.

Dernièrement Lange (79) a distingué les deux plantes par le nombre des stérigmates des basides; pour lui *virgineus* est une espèce assez charnue, blanche ou sale avec basides tétrasporiques, alors que *niveus* qui est plus petit est d'un blanc pur avec deux spores sur chaque baside.

Nous avons récolté le même jour sur les pelouses du bois de Vincennes, deux formes blanches très voisines dont voici les caractères anatomiques :

« *Première forme.* — A chapeau blanc de craie au sec, à lames blanches espacées.

Spore obovale larmeuse au début, ellipsoïde 8-8,5-(9) ×4,2 5,5 μ. unicléée.

Basides claviformes, assez courtes 35-46×6-8 μ à 4 stérigmates.

Arête homomorphe. Trame emmêlée; sous-hyménium assez épais, assez distinct par ses hyphes plus grêles que celles de la trame, courtes, se redressant petit à petit perpendiculairement à la surface hyméniale.

Revêtement du chapeau formé de filaments grêles (2 μ) régulièrement couchés radialement. »

C'est sans doute le vrai *C. niveus*, mais pourtant d'après Lange, la forme blanc pur a des basides bisporiques, alors que nous avons précisément trouvé ces dernières dans la forme suivante qui est d'un blanc sale, ce qui nous montre qu'autour de *C. niveus* doivent se trouver une foule de variétés.

« *Deuxième forme.* — A chapeau parfois mamelonné légèrement teinté d'hyalin brunâtre à lames plus espacées et moins blanches que chez la première forme.

Spore ellipsoïde ou subcylindracée 10-11 (12)×5,5-6 μ.

Basides longuement atténuées pédiculées 46-56×8 μ à 2 (parfois 3) stérigmates,

Trame emmêlée, passant progressivement à un sous-hyménium rameux formé d'hyphes bien plus grêles, redressées.

Revêtement piléique à hyphes filiformes radiaires. »

Cette forme est sans doute. C. *subborealis* Kauffm. dont l'auteur a malheureusement négligé d'indiquer le nombre des stérigmates; c'est peut-être aussi *C. parvipes* Britz,

*C. subradiatus* au sens de Ricken qui semble bien celui de Bataille, et qui est remarquablement bien décrit par Kauffman (71) sous le nom de *G. Colemannianus* est très voisin des précédents dont il diffère surtout par son chapeau nettement brunâtre ou brun fauve sur le disque; du reste voici nos notes anatomiques :

« Spores ovales ou elliptiques 8,5-9-10 × 5,5-7 μ uninucléées.

Basides 58-66 × 9 μ tétrasporiques.

Trame évidemment emmêlée avec subhyménium rameux peu distinct.

Revêtement du chapeau à hyphes ténues, régulièrement couchées radialement. »

Hormis le vulgaire C. *pratensis*, Fayod a encore placé ici, comme d'ailleurs la plupart des auteurs, le *C. ovinus* (1).

Ce dernier s'écarte considérablement des espèces précédentes, non seulement par ses caractères macroscopiques et en particulier l'insertion des lamelles, mais comme nous allons le voir par sa structure :

« Spores pruniformes globuleuses, un peu étirées obliquement à la base 8-10× 6,-6,2 μ uninucléées avec cytoplasme finement granuleux.

Basides longuement claviformes 42-66 × 9-10 μ à 2, 3 ou 4 stérigmates.

Arête des feuillets homomorphe, arrondie. Sous-hyménium rameux.

Trame formée d'éléments dont plusieurs sont irréguliers; pourtant un grand nombre d'hyphes et surtout les plus grosses,

1. Fayod a écrit *C. bovinus Fr.* Nous ne trouvons pas ce nom dans la littérature et nous supposons qu'il s'agit de *C. ovinus.*

qui sont abondantes, sont allongées assez régulièrement (voy. fig. 11). En plus de ce tissu fondamental déjà bien différent de celui des *Camarophyllus* typiques, par la grande taille de ses éléments qui ne sont pas franchement emmêlés, on trouve dans les lames des tubes laticifères (de 8 μ de diamètre) très longs et non cloisonnés paraissant tantôt vides, tantôt pleins d'un liquide jaunâtre et finement granuleux; on les reconnaît facilement à

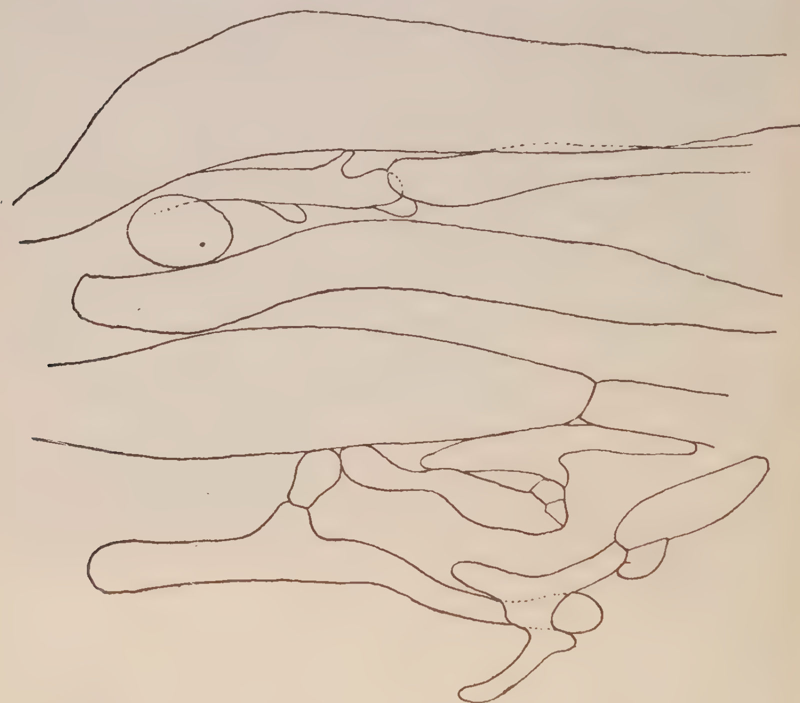


**Fig. 11.** — ***Hygrocybe ovina* B.**
**Portion de la trame des lamelles.**

l'uniformité de leur diamètre sur une grande longueur; leur extrémité, redressée, se faufile entre les basides pour former de fausses cystides cylindracées obstuses, non ou peu saillantes, dont les unes présentent une calotte cytoplasmique apicale alors que les autres paraissent complètement vides.

(Dans une autre récolte nous avions noté : Dans la trame des

lames, laticifères filiformes de 5-6 μ de diamètre, parfois branchus mais non cloisonnés, blanchâtres et d'aspect nacré ou brun foncé). Il nous paraît bien probable que c'est à ses laticifères que cette espèce doit son rougissement lorsqu'on la froisse.

La chair est très nettement hétéromorphe dans le stipe comme dans le chapeau; ce dernier montre en coupe radiale des hyphes

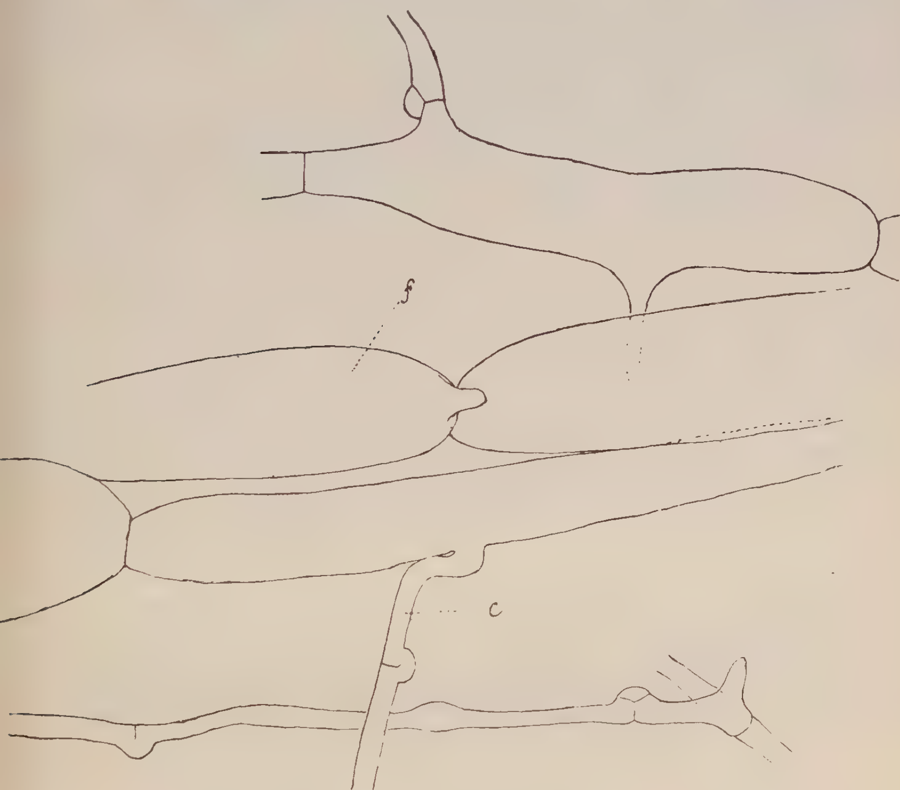



Fig. 12. — *Hygrocybe ovina* B.
Coupe radiale dans la chair piléique montrant les hyphes fondamentales *f*, et les hyphes connectives *c*, qui en dérivent.

fondamentales volumineuses (20 à 40 μ de diamètre) comme celles que nous avons vues dans les lames; elles sont orientées d'une manière régulièrement rayonnante, assez longues et étranglées au niveau des cloisons transversales. Les hyphes connectives

bien distinctes par leur faible diamètre (3 μ) et leur direction indéterminée en sont des ramifications latérales; comme on le voit sur la figure que nous en donnons (voy. fig. 12) leurs cloisons transversales présentent des boucles très nettes. Enfin on trouve çà et là des tubes laticifères. »

Nous pouvons conclure de l'étude de l'*Hygrophorus ovinus* que cette espèce se rapproche autant, sinon plus des *Hygrocybe* que des *Camdrophyllus.*

**Limacium.** (Fr.) Fayod.

Fayod a étendu ce genre à tous les Hygrophores à trame bilatérale auxquels il garde le nom générique d'*Hygrophorus.* Il a été ainsi amené à transporter des *Camarophyllus* dans les *Limacium* les *Hygrophorus nemoreus* et *caprinus* bien que leur chapeau soit sec; nous avons vérifié que les feuillets ont une trame d'hyphes divergeant en éventail chez ces deux espèces et nous avons encore découvert une plante sèche à trame bilatérale. Comme son identité est douteuse il n'est pas inutile de la décrire d'autant plus qu'elle n'a jamais été signalée en France.

« *L. Karsteni.* Sacc. et Cub.

Chapeau (3)-6-10 cm. subhémisphérique puis convexe avec la marge d'abord incurvée blanc, puis souvent lavé d'isabelle ou d'incarnat très clair, ordinairement glabre avec la surface humide ou sèche, mais jamais visqueuse (même par temps très pluvieux).

Chair épaisse, opaque, blanchâtre (ou marbrée d'hyalin par l'humidité) tendre, inodore.

Lames épaisses et espacées, ocre ou ocre incarnat, saumon, tranchant par leur coloration marquée sur la blancheur du chapeau et du pied, arquées décurrentes; souvent une seule lamellule crispée veinée.

Stipe 4-5 cm × 1,5-2 cm épais versiforme, ventru, subégal ou

1. Kauffman (71) a vu une trame d'hyphes divergentes chez un champignon qu'il nomme avec doute. *H. leporinus* mais qui n'est que l'*H. nemoreus* des auteurs européens, dont on sait depuis Fayod (52) que la trame est bilatérale.

souvent atténué en bas, blanchâtre (surtout en haut) aranéotomenteux près du sommet (mais non floconneux granulé) plein.

Spores ellipsoïdes 9-10-10,5 × 5-6 μ a contenu finement granuleux avec un noyau (rarement deux).

Basides à 3 ou 4 spores; très longues. 55-70 μ.

Trame bilatérale. Revêtement du chapeau à hyphes emmêlées de 3-4 μ de diamètre, donc notablement plus grêles que dans la chair où elles sont emmêlées bouclées de 10 μ.

Dans la chair piléique et dans la trame des lames on trouve des tubes (laticifères? ou canaux oléifères?) filiformes de 4-7 μ de diamètre reconnaissables à leur contenu jaunâtre et réfringent.

Dans la mousse des forêts d'épicéas. Août et septembre. »

En Savoie il paraît aussi commun que l'*H. eburneus* et nous le retrouvons chaque année.

Il résulte de nos coupes sur du matériel fixé au picroformol de Bouin que cette espèce est gymnocarpe. Des stades de 2 mm. de haut montrent un chapeau réduit à un rebord de la partie supérieure du pied qui est légèrement conique, c'est déjà dans le voisinage du sillon hyménial ainsi constitué que les hyphes sont les plus chromophiles mais ce caractère s'accentue fortement dans un stade de 4 mm. de haut où le chapeau est encore bien en retard sur le stipe dans son développement; au sommet du pied dans la région fortement basophile on voit des filaments serrés, binucléés, obliquement dressés en forme de poils indifférenciés.

Nous n'avons pas pu étudier de stades ultérieurs, mais *Hygrophorus Karsteni* est *gymnocarpe*.

Enfin, nous avons cherché à élucider le développement des *L. agathosmum* et *olivaceo-album*.

*L. agathosmum*. Fr.

Espèce bien connue que nous rencontrons fréquemment dans les pâtures ou les prés enclavés des pessières des Alpes.

Nous pensons, sans pouvoir l'affirmer d'une manière absolument certaine, que cette plante est gymnocarpe.

Déjà, lorsqu'elle mesure 1,5 mm. de haut, on voit un chapeau

bien distinct, convexe à marge aiguë s'incurvant vers le bas. Les régions particulièrement basophiles sont alors le revêtement du stipe, la marge et surtout la surface inférieure du chapeau, qui est encore unie.

Les hyphes sont emmêlées, aussi bien dans le stipe que dans le chapeau, et de diamètre réduit (3-4 μ pour celles du pileus); celles du bord du chapeau sont plus régulièrement radiaires, encore plus étroites (2 μ) avec callosités et noyaux très colorables.

Les filaments de la superficie du chapeau se gélifient et dégénèrent; ceux de la face inférieure sont très grêles, comme ceux de la marge, riches en plasma et binucléés (mais si serrés que la numération des noyaux est assez difficile).

Le stipe est entièrement revêtu d'un voile d'hyphes dressées, relativement grosses (5-6-8 μ de diamètre) contenant deux noyaux rapprochés dans un cytoplasme abondant et réticulé.

Sur un stade de 3 mm. de diamètre, on observe le développement des lames. De plus la marge piléique a continué à s'enrouler fortement en dedans.

Les hyphes ont augmenté de diamètre et sont toutes binucléées; celles du stipe s'alignent longitudinalement, présentent des boucles bien nettes et renferment un nucléole très distinct dans chacun de leurs deux noyaux; celles du chapeau sont très semblables mais restent intriquées.

Le voile visqueux de la surface est formé de filaments dont le contenu granuleux fixe très fortement l'hématoxyline et où les noyaux sont en voie de disparition.

Par contre, le revêtement du pied reste sec et à articles bien vivants.

A ce stade, il est encore continu; ce n'est que plus tard, que par suite de l'accroissement du stipe il se rompra en flocons ou en furfurations qui constituent un des caractères du groupe *Limacium*.

Ceux-ci, contrairement à ce qu'on en a dit, ne constituent donc pas un voile partiel.

*L. olivaceoalbum.* Fr.

Cette espèce est bien connue et bien décrite en particulier par Bataille (22) et Ricken (111).

Notons simplement que le sommet du stipe n'était que légèrement villeux ou pruineux (presque nu) sur nos exemplaires qui croissaient dans la mousse des forêts d'épicéas des Alpes.

Malgré des recherches persévérantes nous n'avons que trois âges de cette plante et naturellement ce sont les plus intéressants qui nous manquent.

Quoiqu'il en soit, voici ce que nous avons observé sur du matériel fixé au liquide de Regaud.

Au début, le *Limacium* a la forme d'un cône d'environ 1 mm. de haut, formé d'hyphes de calibre à peu près uniforme (5 $\mu$) emmêlées, où l'on ne peut faire aucune séparation. Autour de la base du primordium les hyphes s'étalent en une villosité mycélienne lâche, mais ne sont pas autrement distinctes. Toutes présentent des boucles aux cloisons et renferment deux noyaux contigus dans un cytoplasma rare.

Si nous faisons un saut brusque, nous voyons qu'un stade de 7 × 1,5 mm. est une masse cylindrique contenant près du sommet une surface hyméniale fortement colorable mais encore unie, cachée par un voile partiel qui chausse le stipe et qui se relie à la marge du chapeau.

Il y a ainsi toutes les apparences de l'angiocarpie, mais l'exemple du *Lentinus tigrinus* nous engage à la prudence (1), surtout que Fayod (52) a prétendu que *Limacium olivaceoalbum* est gymnocarpe.

Un peu plus tard (stade de 7 × 2,5 mm.) la surface hyméniale se plisse radialement, tout en devenant fortement concave par suite de l'incurvation de la marge piléique qui ménage ainsi une vaste chambre annulaire où se développent les feuillets.

Si nous faisons alors l'examen cytologique, nous voyons que

1. Cf. R. Kühner, *Le développement du* Lentinus tigrinus Bull. C. R. Ac. Sc., t. 181, p. 137.

les hyphes sont encore partout binucléées. Au centre du stipe, le cytoplasme peu abondant s'y présente sous forme de rares trabécules transversaux; mais le revêtement périphérique dont la texture est lâche et irrégulière, présente des filaments à contenu nébuleux ou réticulé; les noyaux y sont moins chromophiles et on distingue parfois au milieu de leur nucléoplasme nettement granuleux, un très petit nucléole.

Sur le chapeau, les hyphes du voile général qui forment un revêtement épais, se gélifient et dégénèrent; leur contenu est dense et brunâtre avec quelques vacuoles incolores.

*L. agathosmum et L. olivaceoalbum* constituent par leur développement deux types bien différents, le premier étant gymnocarpe et le second au moins pseudoangiocarpe et tous les autres *Limacium* visqueux viendront sans doute se grouper autour d'eux lorsqu'on connaîtra mieux leur développement.

## **Hygrocybe** (Fr.) Fayod.

Fayod, après avoir restreint ce genre aux Hygrophores à trame régulière l'a subdivisé en quatre sections que nous considérerons successivement.

*a*) **Coccineæ.** — Caraterisé en particulier par la « trame à hyphes irréguliers, courts, subparallèles » ce groupe comprend la majeure partie des *Hygrocybe*.

Nous avons figuré le revêtement du chapeau, de l'*H. chlorophana*; on y voit (fig. 13) que la surface est formée d'hyphes très grêles couchées donnant au chapeau un contact gras et quelque peu visqueux.

Si nous comparons maintenant à cette espèce l'*H. punicea*, nous ne trouvons pas de différences dans la structure de la surface du chapeau (fig. 14). Il est clair que Fayod avait en vue une autre plante quand il a rangé *H. punicea* dans la section *b Puniceæ* caractérisée par une cuticule « visqueuse, fort épaisse » et un « subhyménium mucilagineux ».

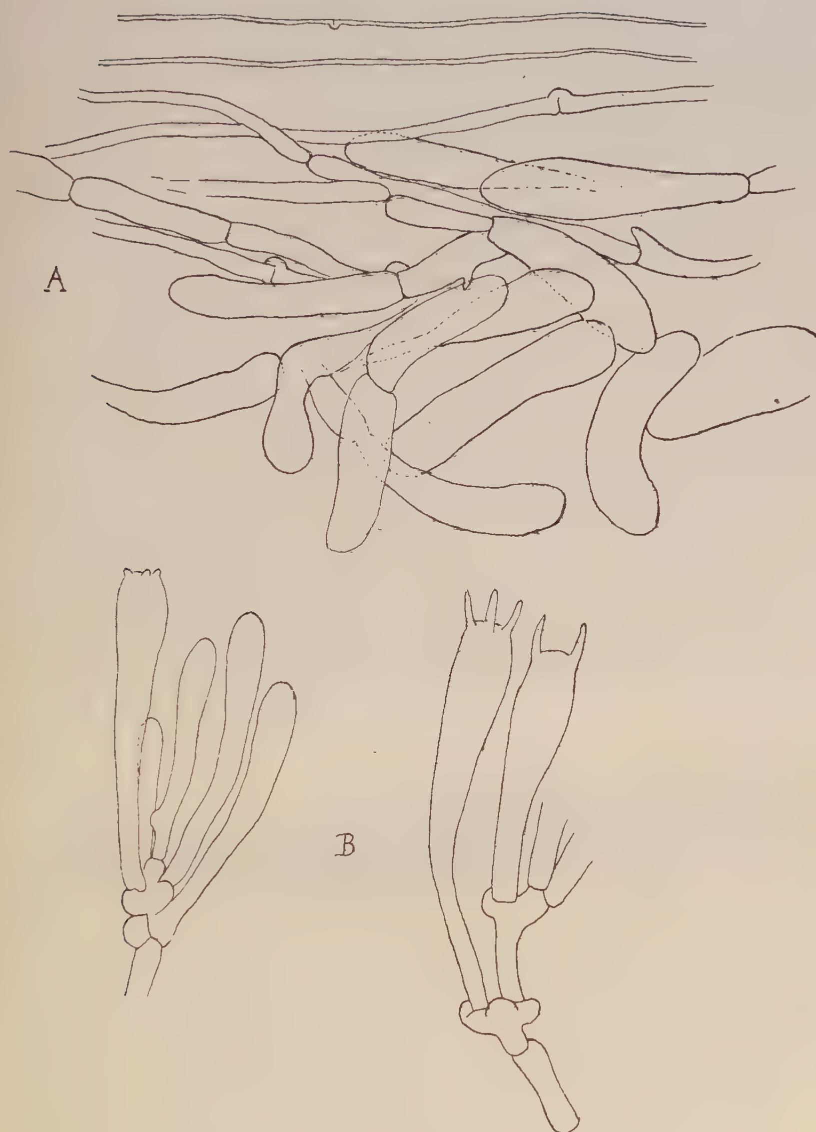



Fig. 13. — *Hygrocybe chlorophana* Fr.
A. Coupe radiale (vers la moitié du rayon) dans le revêtement piléique.
B. Basides et hyphes sous-hyméniales.

L'*H. punicea* au sens de la plupart des auteurs (Ricken, Kauffman (1) etc...) doit rentrer dans la section *Coccineæ*.

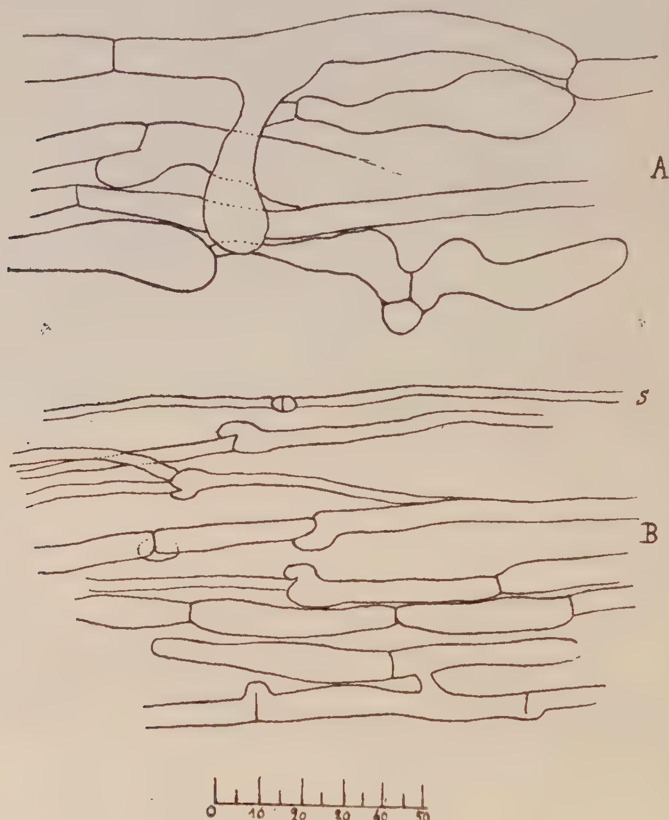



**Fig. 14. — *Hygrocybe punicea* Fr.**
**A : Chair piléique (coupe radiale).**
**B : Revêtement du drapeau (coupe radiale).**
**s : hyphe superficielle de ce revêtement.**

Nous ajouterons à la liste des espèces signalées en France, le joli *H. marginata* Peck de l'Amérique du Nord, que nous avons

1. L'espèce de Quélet et de Bataille semble un peu différente mais a un chapeau fibrillé soyeux, de sorte qu'elle s'éloigne autant que la nôtre de la plante de Fayod.

retrouvé dans les hauts pâturages des Alpes et dont voici les caractères :

« Chapeau (2,5-5 cm.) campanulé convexe puis étalé et irrégulièrement retroussé, jaune doré à jaune orangé puis tout décoloré et brunâtre ou blanchâtre sale avec la marge lisse sur les échantillons frais et jeunes puis finement sillonnée lorsque la plante se décolore, glabre, lubréfié puis luisant. Chair mince à odeur de *Lactarius quietus*, à saveur douce.

Lames espacées (20-30 grandes lames, 3-7 lamellules) rose brique avec l'arête d'un jaune de cire, ventrues, non décurrentes.

Stipe (3-3,5 cm. m 4-10 mm.) subégal, puis comprimé, sillonné ou même fendu, citrin à sommet doré suborangé puis jaune orange terne à base jaune, poli et glabre, creux et citrin en dedans.

Spores cylindracées $\pm$ étranglées au milieu 8-9 $\times$ 4-4,5 $\mu$.

Basides 40-50 $\times$ 9 $\mu$ tétrasporiques. Arête des lames homomorphe.

Trame régulière d'éléments peu allongés avec sous-hyménium d'hyphes rameuses fines.

Chair piléique à hyphes radiales; vers la surface, elles deviennent plus étroites en même temps qu'elles se colorent en jaune (c'est ce qu'on observe aussi pour le revêtement du stipe que nous avons figuré (voy. fig. 15). »

*b*) **Glutinosæ**. nob. — Comme nous avons montré que *H. punicea* ne saurait appartenir au même groupe que l'*H. lœta* Pers nous changerons le nom de *Puniceæ* donné par Fayod à cette section en celui de *Glutinosæ*.

Nous plaçons ici *H. unguinosa* Fr. qui présente une véritable cuticule visqueuse formée de filaments dressés, aussi bien sur le stipe que sur le chapeau.

Les basides mesurent 45-55 $\times$ 7-10 $\mu$ et portent 3 ou 4 spores ellipsoïdes de (6)-7-9-(9,5) $\times$ (4)-4,5-5,5-(6) $\mu$.

Les lames montrent une trame peu régulière à hyphes allongées cylindracées de 12 $\mu$ de diamètre et un sous-hyménium enchevêtré assez large.

Sur des préparations de matériel fixé au picroformol et coloré à l'hématoxyline on distingue, même à un faible grossissement, un médiostrate pâle et un sous-hyménium large, fortement coloré dont les hyphes sont bourrées de grosses précipitations basophiles; les jeunes basides sont binucléées.

*c)* **Conicæ.** — Ce groupe est surtout caractérisé par ses lames adnexes ou libres à trame très régulière formée d'hyphes très allongées.

Il comprend, par conséquent, les deux espèces dont R. Maire (90) a fait un genre *Godfrinia* c'est-à-dire les *H. conica* et *ceracea* R. Maire. Nous remarquerons, toutefois, qu'on ne sait au juste ce qu'est cet *H. ceracea* puisque R. Maire a négligé d'en donner une diagnose et que comme par hasard c'est une espèce critique; à placer dans la section *Conicæ* d'après les caractères de structure donnés par R. Maire, elle était rangée dans les *Coccineæ* par Fayod et passe dans les *Camarophyllus* avec Kauffman qui lui trouve une trame emmêlée !

Nous allons étudier, avec quelque détail, la cytologie des espèces de cette section.

R. Maire (90) a fondé le genre *Godfrinia* sur une anomalie très remarquable de la baside des *Hygrocybe conica* Scop, et *ceracea* (Wulf.) R. Maire.

Cette anomalie consiste en ce que la baside ne contient à l'origine qu'un noyau, aussi bien que les cellules subhyméniales. Il n'y a donc pas de fusion nucléaire au niveau de la baside comme c'est le cas général.

R. Fries (57) a vérifié sur *Hygrocybe conica* Scop, les observations de R. Maire.

Nous sommes en mesure de les étendre à *Hygrocybe constans* Lange (1) espèce bien voisine de la précédente mais plus visqueuse et non noircissante.

1. Cette espèce est l'*H. obrussea* de Ricken, mais pas celui de Fries. On voit encore par là combien il est indispensable de donner une diagnose détaillée des espèces dont on se propose d'étudier, soit la cytologie, soit le développement.

Nous la comprenons de la manière suivante :

« Chapeau (6 cm.) conique à marge irrégulière sinueuse et infléchie au début puis ± relevée, jaune doré (souvent jaune orange chez les jeunes) substriolé au bord, à revêtement gluant, à chair mince (2-3 mm.)

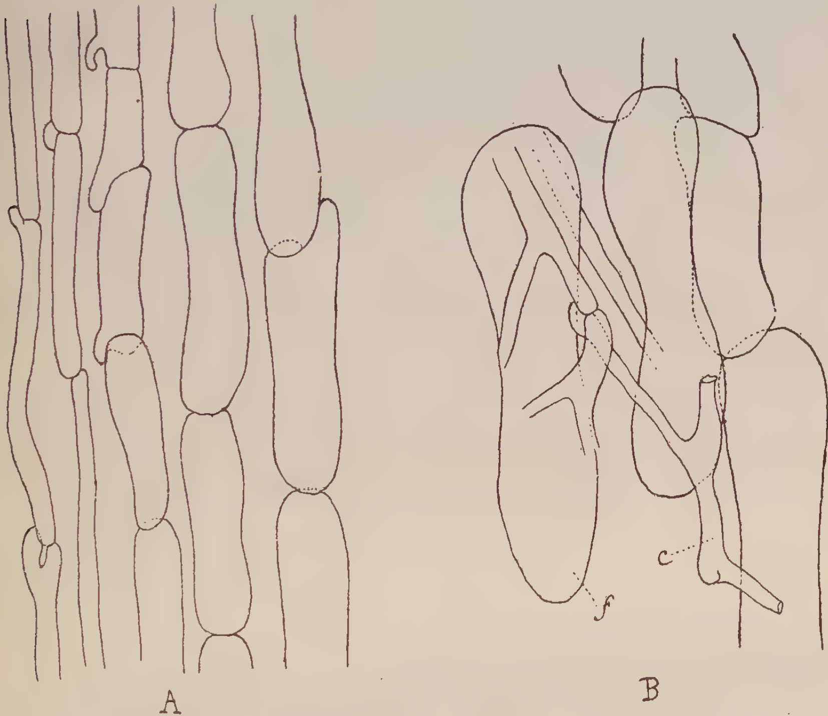



Fig. 15. — *Hygrocybe marginata* Peck.
A. Revêtement du stipe (coupe axiale)
B. Coupe axiale dans la chair du stipe montrant les hypes fondamentales *f*, et connectives *c*.

Lames sulfurin pâle à arête blanche, un peu ventrues, ascendantes adnées veinées à la base,

Stipe (6-7 cm. × 8 mm.) égal, sulfurin doré à base blanche, rayé fibrilleux.

Chair blanche au centre du chapeau et à l'intérieur du stipe, dorée sous les surfaces, inodore.

Spores ellipsoïdes 10-12 × 7-8 μ.

Basides ventrues dans leur 1/3 supérieur, à sommet rétréc portant 2 ou parfois 3 stérigmates contigus 45-50 × 12-13 μ.

Trame très régulière formée d'hyphes cylindriques très longues.

Subhyménium peu épais mais très distinct, lâche, à hyphes beaucoup plus grêles que celles de la trame et branchues rameuses.

Chair piléique très régulière à éléments énormes (35 μ de diamètre) avec d'autres hyphes beaucoup plus grêles.

Vers la surface du chapeau, les hyphes sont moins régulières et se colorent en jaune. Enfin la viscosité est formée par un lacis assez épais d'hyphes grêles (3-4 μ) ± redressées et lâchement emmêlées. »

Afin de ne pas répéter les faits déjà exposés en détail par les auteurs précités, nous nous bornerons à éclaircir quelques points bien visibles sur nos préparations d'exemplaires fixés au picroformol.

Les hyphes de la trame des lamelles renferment plusieurs noyaux très volumineux puisqu'ils occupent au moins la moitié du diamètre du filament qui les contient. Ils sont souvent rapprochés par paires; on y distingue un nucléole bien net et des granulations chromophiles irrégulières.

(Ce fait est intéressant à noter car les noyaux sont de taille très réduite ou ont même complètement disparu dans la trame des lames de la plupart des agarics adultes).

Dans la baside le noyau devient volumineux et présente des filaments chromatiques bien distincts, tout comme cela a lieu chez les champignons où la baside évolue normalement.

Après une division apicotransverse (à 2 chromosomes probablement) les 2 noyaux fils passent chacun dans une spore où ils ne tarderont pas à se diviser encore une fois.

On voit très bien, avant le passage des noyaux dans les spores les deux centrosomes qui sont appuyés tout contre la membrane des stérigmates, à la base de la face interne de ceux-ci. Les noyaux sont étirés en poire; l'extrémité supérieure atténuée en pointe se rattache aux centrosomes vers lesquels convergent les filaments chromatiques nucléaires qui se trouvent ainsi orientés; l'extrémité inférieure comprend le nucléole, qui reste en arrière, diamétralement opposé aux centrosomes.

R. Maire, en fondant son genre *Godfrinia*, l'a caractérisé non seulement par l'anomalie cytologique dont nous avons parlé plus haut, mais encore par la forme des basides et la texture des lamelles.

*Hygrocybe conica* Scop. présente en effet comme *H. constans* Lange des basides d'une forme un peu spéciale « ventrues plutôt que claviformes » et bi ou plus rarement tri-sporiques.

La structure des lames à « trame très régulière à hyphes très allongés » était déjà connue de Fayod (52) qui en faisait un caractère de sa section *c. Conicæ* des Hygrocybe.

Or il résulte de nos observations qu'il existe une plante très voisine de *Hygrocybe conica* Scop. par tous ses caractères macro et microscopiques, qui possède notamment la même trame, mais dont les basides de forme normale sont tétraspores. C'est le champignon décrit et figuré par Ricken (111) sous le nom d'*Hygrophorus conicus* et dont il représente des basides à 4 stérigmates; c'est *Hygrophorus nigrescens*. Quel. reconnaissable à sa chair blanche dans le stipe et dans la profondeur du chapeau (1).

En tout cas cette espèce est plus commune que l'espèce à basides bisporiques. Voici la diagnose que nous en donnons :

« Chapeau (4-6 cm.) conique à mamelon très prononcé, à revêtement non visqueux déchiré en fibrilles rouges sur fond jaune, se tachant de noir, à chair mince.

1. Lange (79) a fait récemment de la plante à basides tétrasporiques une nouvelle espèce sous le nom de *Hygrocybe pseudo-conica* Lange qui doit tomber dans la synonymie de *Hygrocybe nigrescens* Q., que nous décrivons ci-dessous.

Lames (35 à 45 grandes lames avec 3 lamellules) minces, jaunes, pâlissant et se tachant de noir, ventrues, faiblement adnées.

Stipe (5-15 cm. × 5-9 mm.) un peu atténué de bas en haut, bariolé de jaune et de rouge, noircissant, fibrostrié et plein.

Chair blanchâtre noircissant dans le centre du chapeau, et du stipe, jaune ou rouge sous les surfaces, ferme et croquante dans le chapeau, fibreuse et cassante dans le stipe, à odeur faible.

Spores cylindriques souvent subétranglées au milieu et légèrement arquées 10-12 × 5-(6) μ.

Basides claviformes 44-46 × 9,5-10-(11) μ tétraspores.

Trame très régulière d'hyphes longues à parois très minces, très faciles à froisser (ces hyphes communiquent aux lames une consistance molle aqueuse qui rend les coupes très difficiles à faire sur le matériel non inclus). »

Nous avons étudié les caractères cytologiques de cette espèce sur des exemplaires récoltés au Bois de Vincennes dans les pelouses et fixés sur place au picroformol.

L'évolution de la baside ne répond pas à celle que R. Maire a assigné aux *Godfrinia*. En effet, s'il est bien difficile à cause de la minceur du subhyménium et de l'abondance des callosités basophiles de dire si les hyphes qui portent les basides sont binucléées, il est absolument certain que les basides contiennent à l'origine deux noyaux.

Elles présentent donc chez cette espèce une évolution normale. Au début elles sont cylindracées et présentent vers le milieu de leur hauteur, deux noyaux (le plus souvent disposés l'un au-dessus de l'autre) dont le nucléoplasme hyalin forme une auréole claire autour du nucléole.

Nous trouvons ensuite un noyau de fusion volumineux avec nucléole et spirème très accusés qui ne tarde pas à subir deux mitoses successives apicales et transversales.

Les quatre noyaux fils passent chacun dans une spore (nous avons déjà dit en effet que les basides sont tétrasporiques chez

cette espèce), où ils subissent immédiatement une nouvelle division de sorte que les spores mûres contiennent deux noyaux. Ces derniers ont l'aspect de granules peu réguliers et très colorables où l'on ne distingue aucun détail de structure.

Les observations précédentes nous permettent de supprimer le genre *Godfrinia* de la classification et de réintégrer les espèces qu'il renfermait dans la section *Hygrocybe* du groupe des *Hygrophores* (1).

La découverte de R. Maire ne se trouve en rien diminuée, bien au contraire, puisque nous l'avons étendue à *H. constans*.

Quant à *H. nigrescens* il nous paraît simplement former une transition naturelle entre les vrais *Hygrocybe* et ceux dont les basides ont évolué vers la structure *Godfrinia*.

**Mycenæ.** — Ce dernier groupe d'*Hygrocybe* comprend les petites espèces de *Mycena* et d'*Omphalia* qui se rapprochent plus particulièrement des *Hygrophores* par leur consistance, leur structure et leurs couleurs vives.

Nous remarquerons que les éléments hyméniens, basides en particulier, y sont plus courts, indiquant le passage aux vrais *Mycena* que nous avons réunis dans la même série, et dont ils se rapprochent encore par la base du stipe hérissée de rhizoïdes formés de filaments ténus, régulièrement fasciculés; nous avons étudié *H. acicula* dont les basides mesurent 22 × 4,5-5 μ et les cystides en bouteille 33 × 6-7 μ et *H. Swartzii*, variété obscure de l'*H. fibula* dont les basides mesurent 17 × 4,2 μ et dont les cystides en burette de 35-40 × 9-10 μ contiennent deux noyaux

1. Bataille disait déjà (22) : « Quoiqu'il en soit de la plus ou moins grande fixité du nombre des spores de la baside chez certains Hygrophores, et avant que de nouvelles observations aient permis d'étendre à d'autres espèces des distinctions basées sur des caractères aussi délicats, on peut continuer à rapprocher génériquement des espèces que leurs formes et leurs principaux caractères rendent aussi voisines que les *H. conicus*, *nigrescens*, *puniceus* *obrusseus*, *amœnus* et quelques autres. »

Lange, plus récemment (79) dit que le maintien du genre *Godfrinia* est « *hardly defensible* » et il ajoute « *By doing so, you separate species which in every other respect are almost identical* » c'est-à-dire. « En agissant ainsi on sépare des espèces qui par ailleurs sont subidentiques. »

que nous avons mis en évidence par une double coloration : safranine-vert lumière, sur du matériel fixé au picroformol.

### Tribu B. — Mycénés

Cette tribu comprend les espèces grêles à chapeau mince le plus souvent conicocampanulé appartenant au seul genre *Mycena* auquel nous adjoignons avec doute le *Delicatula integrella*.

## Mycena. Fr.

On peut prendre comme type de ce genre le *Mycena vitilis* (1).

Une coupe verticale passant par le centre du *chapeau* montre que la chair piléique présente trois couches de développement comparable.

1° Sur le dos des lames l'hypophyile, simple continuation de la paroi du stipe, est une couche d'hyphes ondulées et peu régulières, mais assez bien alignées radialement.

2° La chair piléique proprement dite. Très nette sur le disque, elle s'amincit et finit par disparaître au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre du chapeau; elle est formée d'hyphes emmêlées entièrement recouvertes de cristaux; ceux-ci sont plus ou moins abondants suivant les échantillons. Sur quelques exemplaires, on constate que les cristaux ne naissent que sur certains filaments qu'ils engaînent littéralement.

3° Le revêtement qui se distingue de la chair par sa couleur brunâtre présente des éléments courts et grossiers, dressés sur le disque mais de plus en plus couchés vers les bords du chapeau, recouverts par des filaments allongés et grêles; ces derniers constituant l'épicutis de Fayod (52) sont assez souvent hérissés en brosse par de petits diverticules.

Nous avons figuré en détail ce revêtement (fig. 16) sur une coupe radiale faite vers la moitié du rayon piléique; on remar-

1. Les auteurs ne sont pas d'accord, même pour cette espèce très commune que certains confondent avec *M filopes*. Nous avons pris cette plante au sens de Lange (79) et de Rea (110) mais non de Ricken (111).

quera que les grosses hyphes de l'hypoderme ne sont pas régulièrement couchées.

La trame des *lames* est régulière avec un sous-hyménium très mince d'hyphes minuscules et branchues.

Les basides sont de longueur moyenne et portent 4 spores à membrane mince et lisse. Il n'y a pas de véritables cystides,

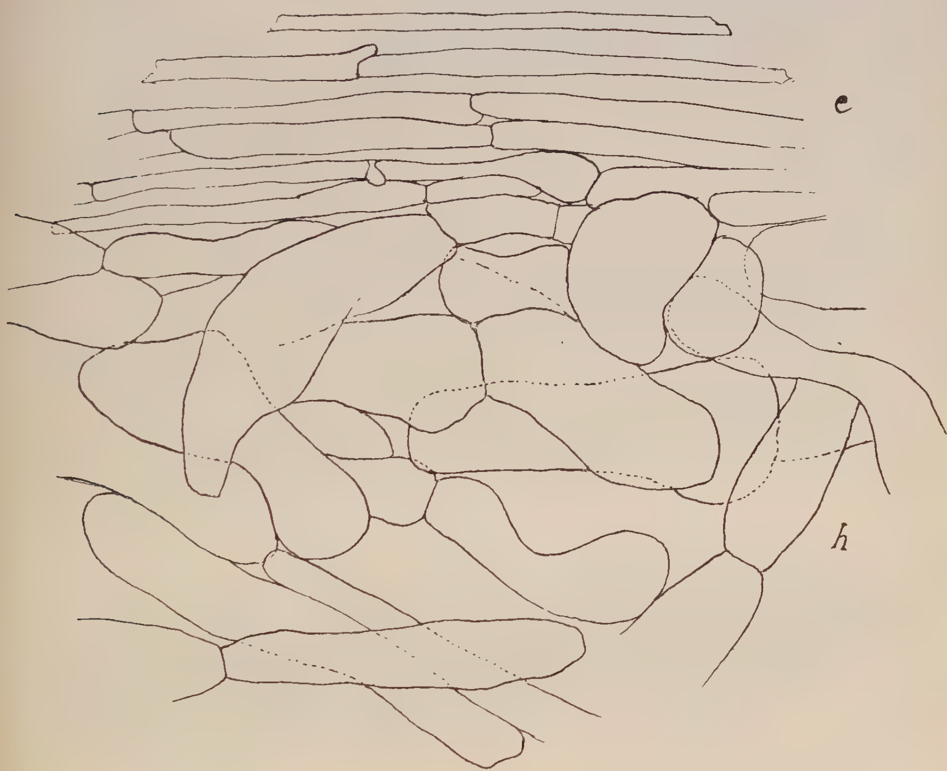



Fig. 16. — *Mycena vitilis* Fr.
Coupe radiale dans le revêtement du chapeau montrant l'épicutis *e*, et l'hypoderme *h*.

mais l'arête des feuillets est hétéromorphe par des poils à base ventrue, atténués supérieurement en bec grêle et mesurant 25-40 × 8-11 × 3 μ.

Nos observations nous ont montré que cette espèce est susceptible de variations assez considérables en ce qui concerne les dimensions des éléments hyméniens; ainsi les spores varient pour les différentes formes entre 8 μ et 12 μ de long, bien que la plupart du temps on trouve des échantillons à spores de 10 μ, de même la longueur des basides oscille entre 25 μ et 40 μ.

Nous pouvons exprimer de la manière suivante ces variations :

Spores (8)-9-10-11 (12) × (5)-6-6,5-(7) μ.
Basides (25)-30-32-38-(40) × (7)-8-10-(10) μ.

En sus de ces variations de taille, nous avons noté une certaine élasticité dans les caractères macroscopiques; signalons en particulier une forme *bulbosa*, dont la base du stipe, hérissée comme d'habitude de rhizoïdes formés d'hyphes grêles fasciculées cohérentes, était renflée en un bulbe large (3-6 mm.) brusque et aplati en dessus.

Nous avons étudié ce bulbe sur le vivant et nous avons trouvé que ses hyphes centrales étaient abondamment cristallifères, ce qui n'a d'ailleurs rien d'étonnant car, même les formes à stipe égal peuvent présenter dans le stipe au niveau des rhizoïdes de grosses hyphes gaînées de cristaux.

Après fixation au liquide de Regaud, nous avons fait l'examen cytologique; malheureusement les cristaux qui résistent aux liquides employés pour la fixation et l'inclusion, ont entièrement disparu après la coloration à l'hématoxyline et les éléments de cette partie du champignon étaient déjà trop vieux pour donner de bons résultats; nous dirons seulement que la partie centrale du bulbe est formée de grosses hyphes dont la membrane fixe le rouge Congo d'une manière durable, que çà et là on trouve des hyphes plus étroites, bouclées, contenant quelques cristalloïdes basophiles et qu'à la périphérie se trouve une cuticule différenciée à filaments grêles enchevêtrés cohérents émettant de nombreux rhizoïdes; cette cuticule se prolonge sur la partie basilaire du stipe où ses filaments s'arrangent régulièrement.

Avant de tenter l'esquisse d'une nouvelle classification des

*Mycena* basée sur l'anatomie nous allons passer en revue un certain nombre d'espèces au point de vue de leur structure.

Comme la plupart des auteurs, nous disposerons les espèces suivant le système de Fries de sorte qu'on pourra plus facilement se rendre compte des modifications que nous faisons subir au groupement actuellement admis.

Nos observations s'étendent à près de 80 espèces de ce genre intéressant; malheureusement les déterminations de ces plantes souvent si semblables sont à peu près impossibles. Le microscope paraît indispensable et comme il manquait aux premiers mycologues, les auteurs modernes n'arrivent pas à se mettre d'accord.

*a*) **Glutinipedes**. — Dans cette section caractérisée par la viscosité du pied, les *M. epipterygia* Fr. et *viscosa* R. Maire qui sont visqueux de toutes parts sont pour leurs autres caractères, voisins des *Filopedes* auxquels appartient notre type.

Lange a fait remarquer que l'arête des lames est gélifiée dans ces espèces et se laisse séparer comme un fil élastique visqueux; cette gélification entraîne souvent la disparition des poils d'arête chez l'adulte.

On pourrait être tenté de croire que c'est par contact du stipe visqueux avec l'arête des lames avant l'ouverture du chapeau qu'est due cette gélification; il n'en est rien car en essayant d'élucider le développement de *M. epipterygia*, nous avons vu que lorsque le chapeau a atteint 2 mm. de haut, sa marge nettement incurvée ménage un espace vide entre la tranche des lames et la surface du stipe qui sont toutes deux déjà fortement gélifiées et recouvertes de poils piriformes et hérissés en brosse par de nombreuses verrues; si nous examinions un stade plus jeune (chapeau de 1/2 mm. de haut), nous verrions une véritable chambre lamellaire empêchant un contact précoce entre l'arête des feuillets et le pied.

Si *M. epipterygia* rappelle *M. vitilis* il en est tout autrement du *M. rorida* Fr. (et probablement du *M. clavicularis*). Cette

espèce a tellement peu le port d'un *Mycena* qu'elle a été décrite comme *Omphalia* par L. Daniel (1911); le chapeau est en effet, ombiliqué la plupart du temps et son revêtement est bien différent de celui du *M. vitilis*; il consiste en une seule assise de cellules dressées ovoïdes ou globuleuses, assez grosses (25 × 15-20 µ) pédiculées, pleines d'un suc brun pâle. Cette structure hyméniforme typique qui rappelle celle de certains *Pluteus* fait que la surface du chapeau, étant sèche, est finement furfuracée ou gercée sur l'adulte; nous exclurons donc *M. rorida* du genre *Mycena* sans pouvoir actuellement préciser sa place.

*b*) **Lactipedes**. — Les plantes de ce groupe ne sont pas non plus sensiblement distinctes des *Filopedes*. La présence d'un suc opaque ou coloré n'est pas un caractère suffisant pour séparer cette section d'une manière tranchee. Dans l'étude qui suit, nous allons en effet montrer que les hyphes vasculaires du *M. fellea* espèce à suc incolore et limpide ressemblent étroitement aux laticifères du *M. sanguinolenta*.

*M. fellea* Lange.

Cette espèce est relativement commune aux environs de Paris. En particulier, on peut la récolter tout l'hiver au bois de Vincennes où elle vient en troupes sur la base moussue des troncs d'érable et de chêne.

Comme elle n'a pas été souvent signalée en France, (1) nous croyons utile d'en donner une description.

« Chapeau (5)-10-25 mm. conique, campanulé ou ± étalé.

Strié sillonné, brun bistre puis brunâtre ou fuscescent avec le mamelon souvent obscur.

Pellicule pruineuse puis glabre et finement fibrilleuse.

Chair très mince mais pas fragile, subinodore, mais à saveur amère.

Lames (18-20 grandes lames avec 1-3 lamellules) d'un gris

1. Nous nous souvenons pourtant de l'avoir récoltée avec M. R. Maire qui l'avait déterminée lors d'une excursion de la session générale de la Société mycologique de France en 1923.

brunâtre avec l'arête blanchâtre, assez pâles et parfois teintées d'incarnat dans la vieillesse, ascendantes, linéaires (1,5-2 mm.) étroitement adnées.

Stipe (2-6 cm. × 1-1,5 mm.) égal avec la base hérissée de rhizoïdes blancs, brunâtre, poli et glabre, mais souvent ruguleux pruineux et striolé au sommet à la loupe chez les jeunes, fistuleux, non fragile.

Spores ellipsoïdes larges ou un peu obovées piriformes 8-13 × 7-9,5 μ à contenu granuleux avec un noyau hyalin.

Basides à 2 ou parfois 3 stérigmates (32)-38-40 × 8-9 μ.

Cystides abondantes, aussi bien sur les faces que sur l'arête, fusoïdes acuminées 60-100 × 12-18-(25) μ à contenu multiguttulé.

Trame régulière avec subhyménium branchu.

Chair piléique renfermant dans sa partie centrale de nombreuses hyphes gaînées de cristaux. Vers la surface supérieure (hypoderme) elle devient brunâtre ou fauve et subcelluleuse (bien qu'à hyphes orientées radialement) et se recouvre d'un mince épicutis à filaments hérissés de très courts mais très nombreux diverticules piliformes.

Hyphes vasculaires dans toutes les parties du carpophore. »

L'étude cytologique a été faite sur des échantillons subadultes, fixés au liquide de Laguesse.

*Dans le stipe*, on distingue nettement trois sortes d'hyphes.

1° Les hyphes fondamentales, longs cylindres simples et régulièrement longitudinaux de 10-12 μ de diamètre, un peu étranglés au niveau des cloisons transversales. Celles-ci présentent une boucle latérale et parfois au milieu deux callosités basophiles opposées qui ont en général disparu à cet âge.

Leur contenu, assez riche en cytoplasme, contient de nombreux noyaux globuleux, groupés au centre de l'article et dont chacun renferme un petit nombre de corps fortement colorables, dont le nucléole, qui n'est pas toujours facile à distinguer des autres karyosomes.

2° Des hyphes connectives, beaucoup plus grêles (3-4 μ) mais

toujours cloisonnées (les cloisons transversales fixant plus nettement le rouge Congo que les parois latérales). Elles sont moins régulières et émettent de fines ramifications latérales qui s'emmêlent dans les hyphes fondamentales. Leur contenu est aussi bien différent : cytoplasme et noyaux ont disparu faisant place à de nombreux cristalloïdes très chromophiles.

3° Les hyphes vasculaires, bien régulièrement verticales (de 7 $\mu$ de diamètre) et non cloisonnées. Leur contenu est, sur le frais, fragmenté en une multitude de gouttelettes réfringentes de nature vacuolaire puisqu'on peut les colorer vitalement par le rouge neutre, mais sur le matériel fixé et coloré ces gouttelettes ont disparu; on ne voit que les mailles correspondantes du fin réseau cytoplasmique dans lequel elles étaient enchâssées. Les noyaux y sont très nombreux.

Comme les hyphes de l'épicutis piléique, celles du revêtement du stipe (qui sont parfois des hyphes vasculaires) sont hérissées en brosse par de très courts diverticules.

*Dans le chapeau* si l'on distingue encore fort bien les hyphes vasculaires, il devient très difficile de séparer les autres hyphes en fondamentales et en connectives.

Elles ne contiennent qu'un ou deux noyaux chacune, même les grosses hyphes vésiculeuses de l'hypoderme.

En arrivant dans la région subhyméniale les hyphes vasculaires diminuent de diamètre (jusqu'à 3 $\mu$) se ramifient et s'entrelacent irrégulièrement.

Sur nos coupes de matériel inclus dans la paraffine, nous n'avons malheureusement pas pu les suivre plus loin, mais nous nous proposons de reprendre cette étude sur du matériel vivant dès que nous en aurons l'occasion.

Il nous reste à dire quelques mots de *l'hyménium.*

Nous avons déjà parlé assez longuement des cystides de cette espèce (1), et nous rappellerons simplement les points essentiels, à savoir :

1. Cf. R. Kühner, *Sur la nature des cystides chez les Basidiomycètes.* (Comptes Rendus Ac. sc., t. 180, p. 454).

1° Le contenu des cystides est analogue en tous points à celui des hyphes vasculaires. (Les vacuoles nombreuses et faciles à colorer par le rouge neutre sont également réfringentes) et pourtant ces deux formations sont indépendantes.

2° Les deux noyaux que renferme originellement la cystide se fusionnent bientôt en une masse unique où les deux nucléoles restent distincts.

Les basides sont en général bisporiques. Il ne s'y produit qu'une division nucléaire apicale et transversale donnant deux noyaux fils donc chacun passe dans une spore. Malgré le grand nombre de mitoses observées, il nous semble bien aventureux de fixer le nombre des chromosomes, On ne voit, en toute franchise, que des granules $\pm$ irréguliers agglomérés en une masse obscure au centre du fuseau, et en admettant qu'on puisse les dénombrer le problème se compliquera du fait que l'on ne sait pas si le stade observé se place un peu avant ou un peu après le stade de la plaque équatoriale (1).

Les spores sont très généralement uninucléées [ c'est par exception que nous avons figuré (*loc. cit.*) une spore présentant une mitose bien nette ]; elles contiennent un petit nombre de vacuoles sphériques colorables sur le frais par le rouge neutre.

En terminant, nous ferons remarquer l'extrême analogie qui existe entre les hyphes vasculaires de *Mycena fellea* Lange et celles de *Lentinellus ursinus.* Fr. que nous étudierons plus loin. On peut résumer les différences de la manière suivante : (voy. pl. II).

Chez le *Mycena*, les hyphes vasculaires ne sont pas cloisonnées. Les éléments hyméniens à contenu similaire sont des cystides bien différenciées par leur forme, leur cloison basilaire et leurs caractères cytologiques.

Chez le *Lentinellus*, les hyphes vasculaires présentent de loin en loin quelques cloisons. Les éléments hyméniens qui ont le même contenu sont indifférenciés, non septés à la base et ne

1. Ceci explique en grande partie les divergences de vues des auteurs et ce sont probablement moins leurs préparations qui diffèrent que leurs interprétations.

constituent que les extrémités de ces hyphes vasculaires qui se relèvent entre les basides.

*M. sanguinolenta Schw.* (voy. fig. 17).

C'est une espèce fréquente sur débris variés des bois feuillus ou des conifères. Comme elle est bien connue et ne peut se confondre avec aucune autre, nous nous dispenserons d'en donner une description.

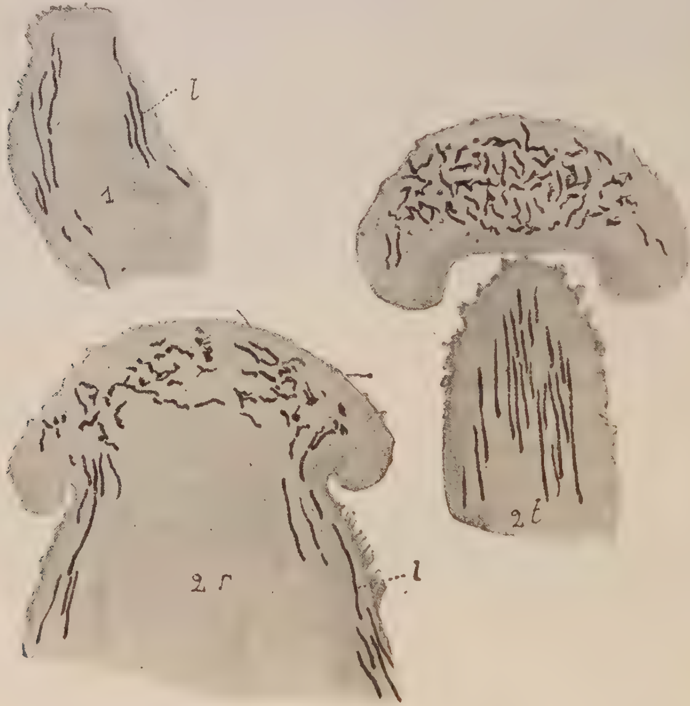



**Fig. 17. — *Mycena sanguinolenta* Schw.**
**1 : Très jeune stade à chapeau à peine ébauché. 2 : Exemplaire plus âgé. (2 r : coupe radiale, 2 *t* : coupe tangentielle, *l* : laticifères) Gr. : 100/1.**

Les exemplaires étudiés proviennent du bois de Vincennes et ont été fixés au liquide de Regaud. Le tout jeune primordium (4/10 mm. de long) est une masse oblongue avec un léger étranglement au-dessous du sommet, délimitant dejà le futur chapeau.

On y remarque à première vue les laticifères par suite de la coloration noire intense que leur communique l'hématoxyline. Ils n'existent que dans la région périphérique du champignon sous forme de longs cordons verticaux non ramifiés. La région axiale en est complètement dépourvue.

La partie fondamentale du primordium est constituée au centre par des hyphes regulièrement verticales, d'un diamètre moyen de 4 μ, dont les cloisons transversales assez rapprochées, délimitent des articles binucléés.

Vers la périphérie, les hyphes diminuent de taille, celles du sommet divergeant en éventail. Enfin à la surface, des poils irréguliers pleins d'un suc brunâtre forment le voile général.

Un stade ultérieur (1 mm. de long) montre un stipe conique avec un chapeau bien distinct, convexe, incurvé en dessous sur les bords.

La répartition exclusivement corticale des laticifères persiste dans le stipe, mais dans le disque piléique, les laticifères sont devenus très abondants et emmêlés en tous sens. (Par contre, dans sa partie marginale, le chapeau en est dépourvu).

On ne distingue pas encore d'hyménium. Les hyphes qui forment la surface inférieure du chapeau, étant très pauvres en cytoplasme ne fixent pas l'hématoxyline.

Dans le 3e stade étudié,le stipe s'est allongé jusqu'à 2 mm. mais le chapeau n'a pas grossi.

Les laticifères sont des tubes cylindriques de 7-10 μ de diamètre, non cloisonnés (1). Parfois leur contenu se concrète, prenant un aspect homogène, comme vitreux, et retient énergiquement la teinture d'une manière uniforme. Ailleurs ce sont des précipitations abondantes dans les vacuoles qui par leur coloration intense, masquent les noyaux (ce sont ces accidents qui nous ont empêché d'étudier leur structure dans les deux stades précédemment décrits.)

1. Fayod (52) dit avoir vu des cloisons dans les lacticifères de *Mycena galopoda* Pers. mais ces cloisons étaient pour la plupart en voie de résorption.

Pourtant, lorsque la fixation est bonne, on voit un cytoplasme abondant creusé de vacuoles de taille variée avec de très nombreux noyaux.

Les noyaux se sont multipliés dans les hyphes fondamentales du stipe, en même temps que celles-ci ont grossi. Ils sont semblables à ceux des laticifères, mais moins chromophiles qu'eux. On distingue un petit nucléole ou 2-3 karyosomes.

Ce stade est marqué par la différenciation de la surface qui produira les lamelles. Cette dernière est formée d'hyphes étroites (2 à 2,5 μ de diamètre) serrées en palissade et contenant un cytoplasme dense grâce auquel elles prennent une teinte foncée dans les préparations colorées.

Sur les coupes tangentielles, elle apparaît encore lisse et ne se plissera qu'ultérieurement pour former les feuillets.

Quant au voile général, reconnaissable au contenu naturellement coloré de ses poils, il est visible pendant tout le développement, surtout sur le stipe qu'il recouvre jusqu'au sommet.

Parmi les autres *Mycena lactescents* signalons qu'il serait intéressant de vérifier si *M. hœmatopus* est également gymnocarpe; les jeunes exemplaires à chapeau encore fermé présentent une marge piléique excédente qui engaîne étroitement le stipe à la manière d'un anneau; cet anneau se déchire lors de l'épanouissement du chapeau et reste suspendu en denticulations marginales, le stipe n'en montrant plus trace. Si *M. hœmatopus* à un hymenium exogène son développement est intermédiaire entre la gymnocarpie typique et la pseudoangiocarpie du type de *Boletus flavus*.

c) **Calodontes**. — Les poils d'arête ou les cystides sont colorés dans les espèces de cette section qui, hormis ce caractère, ne diffèrent que peu du type en général.

*M. rosella* Fr.

Spores cylindracées 8-8,5 × 4 μ

Basides 38 × 8 μ tétrasporiques.

Cystides nombreuses sur l'arête des lames et sur leurs faces,

versiformes, tantôt fusoïdes et lisses, tantôt claviformes et hérissées en brosse; cette variabilité des cystides sur le même individu montre la fragilité du groupement proposé par Lange.

Revêtement du chapeau avec hypoderme d'hyphes grossières mais nettement allongées radialement (il n'est pseudoparenchymatique qu'au centre) et épicutis d'hyphes grêles couchées dont plusieurs sont grénelées, avec contenu rouge.

*M. elegans* (Fr.) Lange ( = *aurantiomarginata sensu Ricken*).

Spores ellipsoïdes 8-9 × 4,5 μ obliquement apiculées.

Basides 34-36 × 7-8 μ tétrasporiques.

Trame régulière avec sous-hyménium tenu formé de petits éléments.

Cystides nombreuses, aussi bien sur les faces que sur l'arête, claviformes, à partie supérieure obtuse, hérissée en brosse mais peu saillante, avec grosse vacuoles d'un jaune orange.

Le revêtement du chapeau est à peu près celui du type et l'hypophylle forme une ligne cornée évidente montrant la continuité entre le stipe et le chapeau.

*M. olivaceo marginata* Massee.

Cette plante est en général mal connue. En voici une diagnose:

« Chapeau (2-4 cm.) conique ou campanulé obtus, sillonné ou plissé mais opaque (les stries ne sont pas plus obscures que le reste.), brunâtre ou olivâtre clair, avec les bords pâles, blanchâtres ou jaunâtres, en général un peu vergeté de lignes plus foncées; chair mince à odeur faible ou nitreuse raphanoïde.

Lames subespacées (18-25 grandes lames. 3 lamellules) blanches (rarement un peu grisonnantes) avec l'arête tantôt blanche, tantôt un peu verdoyante, ailleurs noir olive ou brun rouge noir, ascendantes adnées.

Stipe (2,5-5-7 cm. × 1,5-3 mm.) subégal, à base hérissée de rhizoïdes blancs, parfois courbé ou comprimé d'un sillon dans sa partie inférieure chez les grands exemplaires, blanchâtre, un peu jaunâtre, couleur de corne ou gris olive pâle, poli et glabre tubuleux, non fragile.

Spores ellipsoïdes 9-12 × 6-8 μ uninucléées.

Basides (35)-40 × 8-10 μ tétrasporiques.

Pas de cystides. Poils d'arête enflés, ventrus ou simplement en burette ou cylindracés, contenant dans les cas où l'arête est colorée des grains verts ou bruns. »

Revêtement du chapeau montrant un hypoderme incolore à grands éléments, mais non celluleux, et un épicutis d'hyphes grêles contenant en général des granules sphériques bruns ou verts. Dans un cas particulier, nous avions noté : « épicutis très développé, montrant de dedans en dehors :

1° des hyphes couchées à vacuoles colorées en vert olive.

2° des hyphes couchées incolores mais contenant des granules sphériques et brun noir.

3° des poils nombreux dressés de 15-20 × 3-4 μ peu réguliers, incolores ou contenant les mêmes granules. »

Dans un autre cas : « poils d'arête contenant des grains verts, épicutis contenant des grains bruns. »

Cette dernière forme nous montre bien que les exemplaires dont l'arête est verte appartiennent à la même espèce que ceux dont l'arête est brun rouge; de plus, le fait qu'on trouve des formes dont l'arête des lames n'est colorée qu'en avant et qu'on en trouve d'autres où l'arête est entièrement blanche, nous montre la fragilité du caractère distinctif des *Calodontes*.

Nous avons récolté *M. olivaceo-marginata* pendant le mois d'août dans les forêts d'épicéas vers 1.400 m. d'altitude, tantôt sur souches, tantôt sur des bouts de bois cachés dans la mousse en Savoie.

*M. pelianthina.* Fr.

Parmi les caractères bien signalés par Ricken (111) nous soulignerons la petitesse des basides et des spores qui éloignent cette plante des autres Calodontes et nous ajouterons :

« Trame régulière à grands éléments allongés (20 μ de diamètre) cylindracés ; sous-hyménium très mince rameux à hyphes courtes.

Revêtement formé d'hyphes vésiculeuses oblongues (un

peu plus courtes que celles de la chair) avec un épicutis d'hyphes très fines (2-3 μ) lisses à contenu souvent coloré en brunâtre clair, peu abondantes. »

Si cette espèce s'éloigne des précédentes, on doit au contraire rapprocher de ces dernières le petit *M. pterigena* Fr. qui est en somme une miniature de *M. rosella.*

Il est difficile de comprendre Fries qui a rangé cette plante dans les *Basipedes*, il n'y a en effet, pas de disque à la base du pied; celle-ci est au contraire à peine bulbeuse et hérissée de rhizoïdes formés d'hyphes grêles fasciculées.

Nous allons l'étudier d'une manière détaillée, car nous avons réussi à en élucider le développement.

*M. pterigena.* Fr.

Il est souvent difficile de récolter tous les stades nécessaires à l'étude du développement chez les grosses espèces, mais lorsqu'on s'adresse à des champignons dont l'adulte a environ la taille d'une épingle, comme c'est le cas ici, on ne peut, sans avoir soi-même essayé, imaginer tous les obstacles rencontrés.

La récolte des jeunes primordiums est, il est vrai, plus facile car ces minuscules espèces viennent souvent greffées sur de débris de plantes assez consistants (écorces, tiges mortes, etc...) dont la surface est même parfois très lisse. (C'est précisément le cas du *Mycena pterigena* que nous avons trouvé sur les rachis desséchés du *Cystopteris fragilis.*)

Mais comme pendant les manipulations d'inclusion, on ne peut songer à détacher des stades de 1/10 de millimètre pour la bonne raison qu'ils disparaîtraient dans les éclaircissants (xylol ou benzine) on doit les inclure avec leur support; celui-ci étant d'ailleurs le seul guide pour l'orientation.

Mais ce support, qui nous a été si précieux lors de la récolte en forêt, devient par sa dureté très gênant pour les coupes. C'est pourquoi, sur une dizaine ou une vingtaine de primordiums, il ne nous a été possible d'en étudier que trois.

Comme *Mycena pterigena* est une plante peu commune, il est

peut être utile d'en donner une diagnose d'après nos observations

« Chapeau (3-5 mm.) ovoïde sphérique et orange feu, puis campanulé, à peine striolé avec la marge fimbriée, glabre et décolorant au rose incarnat tendre avec les bords rose feu.

Lames, blanc incarnat avec l'arête rouge, ascendantes, adnées uncinées.

Stipe (1-2 cm. × 0,5 mm.) filiforme, orangé à sommet noirâtre au début, puis vite incarnat pâle, blanchissant, glabre, avec la base non bulbeuse fixée par de très courts rhizoïdes blancs.

Spores ellipsoïdes 9-10-11 × 5-6 μ.

Basides tétrasporiques.

Poils de l'arête des lamelles ovoïdes 20 × 14 μ rouges et verruqueux.

Chair piléique celluleuse avec épicutis de fibres radiaires à paroi hérissée verruqueuse, à contenu rouge (surtout chez les jeunes).

Les cils de la marge du chapeau, sont constitués par les extrémités de ces fibres qui sont très analogues aux poils de l'arête des feuillets. »

Les exemplaires dont nous avons fait l'étude cytologique avaient été récoltés vers la fin du mois d'Août dans les endroits humides de la forêt du Praz (Savoie) et fixés au liquide de Regaud.

Le plus jeune stade étudié mesure 160 × 100-120 μ. (fig. 18)

On y distingue déjà les rudiments d'un chapeau séparés du stipe par un étranglement sous le sommet du primordium.

La base greffée montre des hyphes vésiculeuses emmêlées, les plus grosses de tout le champignon (8-10 μ).

Dans la partie moyenne du stipe, les hyphes sont rangées verticalement, les plus grosses (5-6 μ de diamètre) forment les parois, elles ne renferment qu'un très petit nombre de noyaux (peut-être deux). Suivant l'axe les hyphes sont déjà plus grêles, indiquant la différenciation de la moëlle.

Dans le chapeau, les articles courts divergent en éventail.

Le voile général est formé d'hyphes que l'on reconnaît facilement :

1° à leur paroi hérissée en brosse.

2° à leur contenu rouge (cette couleur rouge résiste aux agents employés pour la fixation et pour l'inclusion à la paraffine.)

L'hématoxyline les colore fortement en noir, ce qui les distingue immédiatement de toutes les autres hyphes du primordium qui sont très pauvres en cytoplasme.

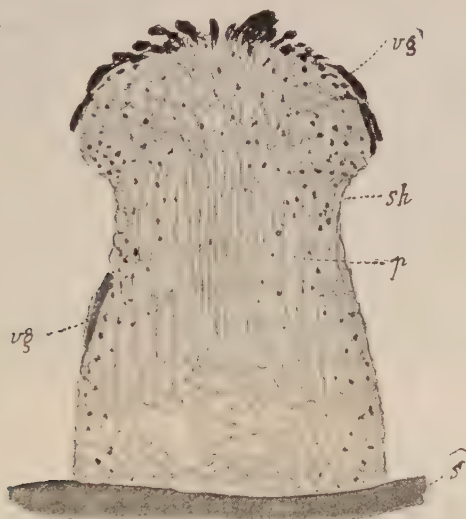



Fig. 18. — *Mycena pterigena* Fr.
Jeune stade (Gr. : 375/1) *s* : support; *p* : pied ; *sh* : sillon hyménial; *vg* : voile général; il est surtout abondant sur le chapeau où ses hyphes retiennent énergiquement l'hématoxyline.

Ce voile est surtout abondant sur le chapeau, mais il existe aussi sur le stipe, de sorte qu'il peut sembler difficile de dire si l'espèce en question est gymnocarpe ou angiocarpe.

Nous allons voir que c'est surtout là une question de mots Il est en effet bien probable, qu'avant la formation du sillon où se formeront les lamelles, le voile était continu et l'origine

des hyphes qui produiront l'hyménium peut être considérée comme interne.

Mais le voile étant rompu bien avant que se produise la différenciation palissadique caractéristique de l'hyménium, nous pouvons dire que celui-ci a réellement une origine externe.

Nous aurions pu faire la même discussion à propos du *Mycena sanguinolenta* dont le développement est très semblable et que nous avons considéré comme gymnocarpe.

Bien que les autres stades étudiés soient beaucoup plus âgés et qu'il nous manque les intermédiaires, le résultat fondamental nous semble acquis. Nous considérons *M. pterigena* comme gymnocarpe.

Si nous observons le carpophore, alors qu'il atteint 1 mm. de haut, nous voyons un chapeau hémisphérique ou subglobuleux et des lames bien formées.

Dans le stipe, les hyphes fondamentales renferment un cytoplasme abondant, réticulé par de nombreuses vacuoles avec plusieurs noyaux à nucléole distinct. Le revêtement consiste en longs cylindres d'assez gros diamètre (6-7 μ) à membrane épineuse et dont le contenu très vacuolaire diffère de celui des hyphes profondes du pied en ce qu'il est criblé de corpuscules métachromatiques sphériques de taille très inégale, qui rendent impossible la recherche des noyaux.

La même distinction, basée sur les aspérités de la membrane et l'aspect du contenu est aisée entre les articles du revêtement et ceux de la chair piléique. Au centre du chapeau, les hyphes superficielles sont ovoïdes et dressées comme celles des *Androsaceus* typiques ; elles se couchent et s'allongent en cylindres dès qu'on s'en écarte.

L'allongement du stipe doit se faire au sommet où à son voisinage immédiat. On constate en effet, qu'à cet endroit le réseau cytoplasmique est beaucoup plus serré et que les vacuoles sont bien plus petites que plus bas ce qui semble bien prouver l'activité de ces éléments vers l'insertion sur le chapeau.

Enfin, nous étudierons un exemplaire subadulte avant l'épa-

nouissement du chapeau qui a pris une forme ellipsoïde.

Les hyphes fondamentales du *stipe* sont exactement cylindriques d'un diamètre moyen de 10 μ; le cytoplasme s'y présente sous forme de fins trabécules anastomosés en réseaux, les noyaux y sont nombreux, sphériques (de 1,5-2 μ) et renferment un nucléole bien distinct, mais minuscule dans un nucléoplasme peu colorable et homogène.

Au niveau de l'intersion du pied sur le chapeau, on trouve des hyphes intriquées de calibre plus réduit et contenant de fins cristalloïdes basophiles. Quant au revêtement du pied il présente les mêmes caractères qu'au stade précédent.

Le *chapeau* se montre formé de 3 couches vers la moitié de son rayon.

Ce sont de l'intérieur à la surface :

*a*) Une mince couche d'hyphes grêles (d = 3-4 μ) radialement couchées sur le dos des lames (celles qui sont les plus profondes s'incurvent pour passer dans la trame des feuillets.) On y trouve un assez grand nombre de fines granulations basophiles qu'il est délicat d'identifier à cause de leur exiguité. Il est toutefois bien probable qu'il s'agit de cristalloïdes métachromatiques analogues à ceux que nous avons observé à l'insertion supérieure du stipe.

*b*) Une zone d'hyphes courtes et renflées vésiculeuses (leur diamètre atteint 12-14 μ). Le cytoplasme y est rare et les noyaux sont semblables à ceux précédemment décrits pour les hyphes fondamentales du pied, quoique moins nombreux.

*c*) Enfin le revêtement à articles cylindriques, allongés et radiaires, assez volumineux (d = 8-9 μ) que nous avons déjà caractérisé au stade précédent par la membrane spinuleuse et le contenu bourré de précipitations basophiles de ses éléments.

L'arête des *lames* qui s'applique maintenant sur le stipe par toute sa longueur est tapissée de poils obovales ou piriformes à membrane spinuleuse. Ceux-ci renferment un protoplasme abondamment réticulé et souvent un corpuscule métachromatique précipité dans chaque vacuole.

Ce sont en somme les équivalents des articles du revêtement du chapeau et du stipe, et sur le vivant ils sont comme ceux-ci colorés en rouge.

*d*) **Adonidœ**. — Parmi les espèces de ce groupe qui s'éloigne des autres par la coloration vive, les Mycènes blanches forment un groupe naturel avec certains *Omphalia*; chez ces espèces le revêtement piléique est moins différencié en hypoderme et épicutis; sa surface consiste en une pilosité dense d'hyphes minuscules dressées qui lui donnent un aspect pruineux mat.

Les formes centrales ont des lames étroitement adnées ou presque libres ; ce sont par exemple : *M. lactea, flavo-alba, nivea* (?)

*M. lactea.* (Pers) Quélet.

« Spores à profil de bateau. 6-6,5-(7) × 2.5-3 μ.

Cellules hyméniales égales et courtes 18 × 5,5 μ à peine claviformes.

Arête homomorphe. Cystides abondantes sur les faces des lames, en burette, ventrues, subétranglées sous le sommet qui est arrondi obtus et souvent très fortement encroûté cristallifère, saillantes de 15-20 μ, larges de 8-10 μ.

Trame des lames emmêlée; sous hymenium peu net.

Chair du chapeau emmêlée, surtout vers le revêtement et vers les lames, montrant assez souvent une partie moyenne très mince subrégulière.

Revêtement du chapeau formé d'hyphes minuscules entrelacées à partie libre piliforme. »

*M. flavo-alba* (Fr.) Lange.

« Spores elliptiques avec apicule oblique (6,5)-7-9 × 4-4,7 μ.

Basides 25-32 × 6-7 μ claviformes, tétrasporiques.

Arête homomorphe présentant des cystides espacées comme celles qu'on trouve sur les faces des lames, ventrues, saillantes par un poil atténué.

Trame peu régulière à gros éléments.

Chair piléique subrégulière; hypoderme non différencié; revêtement de petits poils courts et serrés. »

*M. nivea* Q?

«Spores subfusiformes un peu arquées vers l'apicule 10-11×3,5 -4 μ

Basides 30 × 6,5-7 μ à peine claviformes, tétrasporiques.

Arête des lames densément couverte de petits poils atténués (22 × 5,5 μ). Pas de cystides.

Trame peu régulière. Sous hyménium mince et très dense.

Chair piléique régulière sur une grande épaisseur; vers la surface elle devient de plus en plus emmêlée en même temps que ses éléments se raccourcissent et augmentent de diamètre formant un hypoderme à hyphes vésiculeuses bien que nettement allongées radialement.

Revêtement formé de poils dressés innombrables, analogues à ceux de l'arête des lamelles.»

D'autres espèces blanches ont des lames largement adnées ou même décurrentes, sans cystides; elles ont été en grande partie rangées dans le genre *Omphalia*

Citons *M. gracillima* (Fr.) Kauffman.

« Spore cylindracée acuminée 8-10 × 3-3,5 μ.

Basides 28 × 7 μ claviformes, tétrasporiques.

Chair à hyphes de 12-15 μ recouverte d'une pellicule d'hyphes grêles (à peine 2 μ de diamètre) entremêlées et dont beaucoup se redressent en poils minuscules; pas d'hypoderme différencié.

Le stipe est tout couvert de petits poils irréguliers; sa base poudreuse est dépourvue de rhizoïdes ce qui est une exception dans ce groupe. »

*M. candida* Bres.

« Cette espèce présente des rhizoïdes, mais par ailleurs se rapproche de la précédente par son revêtement piléique. Ce dernier couvert de petits poils dressés de 10-20 μ de long distingue cette plante des *Camarophyllus* dont elle nous paraît dérivée, ayant encore des lames assez épaisses avec une trame irrégulière. »

Elle n'est sans doute pas plus rare chez nous qu'en Italie; il suffira de la chercher; nous l'avons trouvée vers la fin mai en très grand nombre dans les fossés humides du marais de Sucy-

Bonneuil, au pied des Consoudes; c'est même grâce à cet habitat particulier signalé par Bresadola que nous avons eu la chance de la découvrir.

*e*) **Filipedes**. — Cette section est constituée par les espèces gris brunâtre qui sont particulièrement affines à *M. vitilis* que nous avons choisi comme type.

*M. Maingaudi* Q. n'est vraisemblablement qu'une variation du type où la chair du pileus devient rouge brunâtre à l'air à la coupure, surtout au niveau de l'insertion du stipe.

«Spore ellipsoïde 10-(12) × 6-7-(7,5) μ.

Basides 36-38 × 11-12 μ à 4 gros stérigmates. Pas de cystides mais poils d'arête très variables et irréguliers, le plus souvent en fuseau large (12-14 μ de diamètre).

Pas de cristaux dans la chair piléique; épicutis épais et bien régulier à hyphes contenant des vacuoles d'un brun pâle et présentant quelques diverticules irréguliers. »

*M. filopes* (Bull) Lange se distingue du type par les poils d'arête obovales ou claviformes à sommet hérissé de diverticules; les hyphes de l'épicutis piléique subissent des transformations parallèles et sont également tuberculeuses.

*M. collariata* Fr. a un chapeau convexe subhémisphérique parfois même subombiliqué et des lames largement adnées uncinées, mais appartient au même groupe que le type par la structure de la chair piléique et du revêtement.

*f*) **Rigidipedes**. — Le *M. galericulata* Scop. ne diffère pas du type comme on peut en juger par les notes suivantes :

« Spores ellipsoïdes ou un peu cylindracées, ou encore obovales 12-14 × 8-9,5 . à contenu finement granuleux avec un gros noyau.

Basides claviformes 40-43 × 9 μ à 2 gros stérigmates.

Poils d'arête hérissés de filaments irréguliers. Pas de cystides.

Trame régulière à éléments allongés. Sous hyménium mince et branchu.

Chair piléique régulière à éléments allongés. Hypoderme à cellules grossières irrégulièrement disposées; épicutis mince à filaments hérissés de minuscules diverticules piliformes. »

*M. inclinata* Fr. présente des caractères très voisins.

« Spores ovales courtes 8 × 6,5-7 μ uninucléées.

Basides courtes 27-28 × 9 μ tétrasporiques.

Poils d'arête irréguliers hérissés. Trame régulière à volumineuses hyphes allongées.

Chair piléique peu régulière. Hypoderme à hyphes allongées peu distinctes, si ce n'est par leur coloration brunâtre. Epicutis mince à hyphes grêles, couchées, incolores. »

g) **Fragilipedes**. — Ce groupe semble bien mal délimité et les caractères anatomiques n'y changeront sans doute pas grand chose comme on peut en juger par ce qui suit :

*M. leptocephala* Pers.

« Spore ellipsoïde à cylindracée avec un grand noyau. 9,5-10 × 5-6 μ.

Basides longuement claviformes (36) — 38-42 — (44) × 8-10 μ. tétrasporiques.

Cystides très rares sur les faces des lames, nombreuses surtout vers l'arête où elles sont clavées ou fusoïdes obtuses. 35-50 × 12 15 μ.

Trame à éléments renflés en haltères aux extrémités, étranglés aux cloisons avec sous hyménium très mince mais très distinct.

Revêtement piléique à hypoderme brunâtre mais non celluleux et épicutis ténu à petits diverticules piliformes nombreux.»

*M. alcalina* (Fr.) Kauffmann ?

« Spore ovale 11-12 × 8,5-9 μ avec un gros noyau.

Basides 34 × 8-8,5 μ bisporiques.

Arête imparfaitement hétéromorphe par des cystides coniques atténuées, lisses qu'on ne retrouve pas sur les faces. Trame régulière.

Hypoderme très distinct à hyphes non celluleuses mais très

allongées radialement, volumineuses (48 μ de diamètre) colorées en brun. Epicutis incolore peu épais, d'hyphes grêles avec quelques diverticules. »

*h*) **Basipedes**. — Toutes les espèces que nous venons d'énumérer présentent un stipe continu avec le chapeau. Les parois du pied se prolongent ± longuement sur le dos des lames, formant l'hypophylle que nous avons décrit chez *M. vitilis*.

Cette disposition est très évidente surtout chez les grandes espèces (par exemple *M. galericulata*, *M. pelianthina*).

Nous passons maintenant à l'étude du groupe des *Basipedes* où le stipe est, d'après nos observations, distinct du chapeau, ce que nous décrirons plus en détail tout à l'heure.

Si nous examinons le revêtement du chapeau chez *M. stylobates* Pers, nous voyons que les jeunes exemplaires présentent quelques flocons coniques épars sur le chapeau qu'on pourrait prendre pour les débris d'un voile général, mais les coupes montrent que ce sont de simples excroissances parfaitement continues avec la surface piléique et présentant la même structure qu'elle. Cette surface est une couche assez mince d'hyphes très grêles, emmêlées et ± redressées, écartées les unes des autres par gélification. Il y a donc une pellicule visqueuse (qui est en effet facilement séparable et même élastique tenace chez l'adulte) qui nous semble jusqu'ici être passée inaperçue. Seules les hyphes tout à fait superficielles restent fermes et constituent de minuscules poils très courts et ponctiformes donnant à l'épicutis un aspect granuleux, surtout si on l'examine à un faible grossissement.

Une surface piléique analogue se retrouve chez *M. codoniceps.* Cooke qui diffère de *M. stylobates* par l'absence de flocons et la présence de nombreuses soies rigides.

Ces deux espèces ont un disque basilaire, mais les *M. cyanorhiza* Q. et *pachyderma* n. sp. qui s'en rapprochent beaucoup par leur revêtement piléique, le stipe distinct du chapeau à base greffée et privée de rhizoïdes en sont dépourvus et

appartiennent par conséquent au groupe *Insititiæ* de Fries.

Enfin le *M. tenerrima* s'éloigne des autres *Basipedes* par son revêtement piléique non visqueux, mais couvert de flocons celluleux.

Nous étudierons plus en détail les *Mycena tenerrima*, *codoniceps* et *pachyderma*.

*M. tenerrima* Berk.

Cette petite espèce est très intéressante au point de vue anatomique, aussi jugeons nous indispensable de la fixer convenablement.

« Chapeau (3-5 mm.) companulé à campanulé hémisphérique, obtus, strié, blanc ou à peine grisonnant, entièrement sablé de granules brillants et blancs, ténu et diaphane.

Lames (12 grandes lames avec 1 lamellule) blanchâtres, ascendantes, assez larges.

Stipe (5-10 mm. × 0,25 mm.) courbé ascendant, subfiliforme, greffé sur un bulbille subdiscoïde pubescent, blanc et hérissé de poils dressés dans la moitié inférieure.

Spores courtement ellipsoïdales 8-10 × 5-6 μ.

Basides 20-25 × 7 μ.

Poils d'arête versiformes 25-40 × 5-10 μ souvent rostrés fusoïdes et tuberculeux. Trame des lamelles régulière à hyphes courtes.

Revêtement du chapeau formé de grosses vésicules hérissées en brosse par des diverticules nombreux tuberculiformes et mesurant 20-30 μ environ. »

Nous récoltons chaque hiver cette espèce en grandes troupes sur les écorces des arbres languissants au bois de Vincennes. Les exemplaires étudiés ont été fixés, les uns au liquide de Laguesse, les autres au picroformol.

Au point de vue *anatomique* un premier fait intéressant est l'individualité du stipe qui est brusquement séparé du chapeau. Les hyphes de ses parois sont grosses et cylindriques; celles de l'extrémité supérieure s'atténuent en pointe. Immédiatement au-dessus d'elles la chair piléique commence d'une manière

brusque par une étroite zone d'hyphes très petites, grêles et emmêlées d'où divergent toutes les hyphes appartenant au chapeau. Parmi ces dernières il en reste de renflées vésiculeuses qui redes-

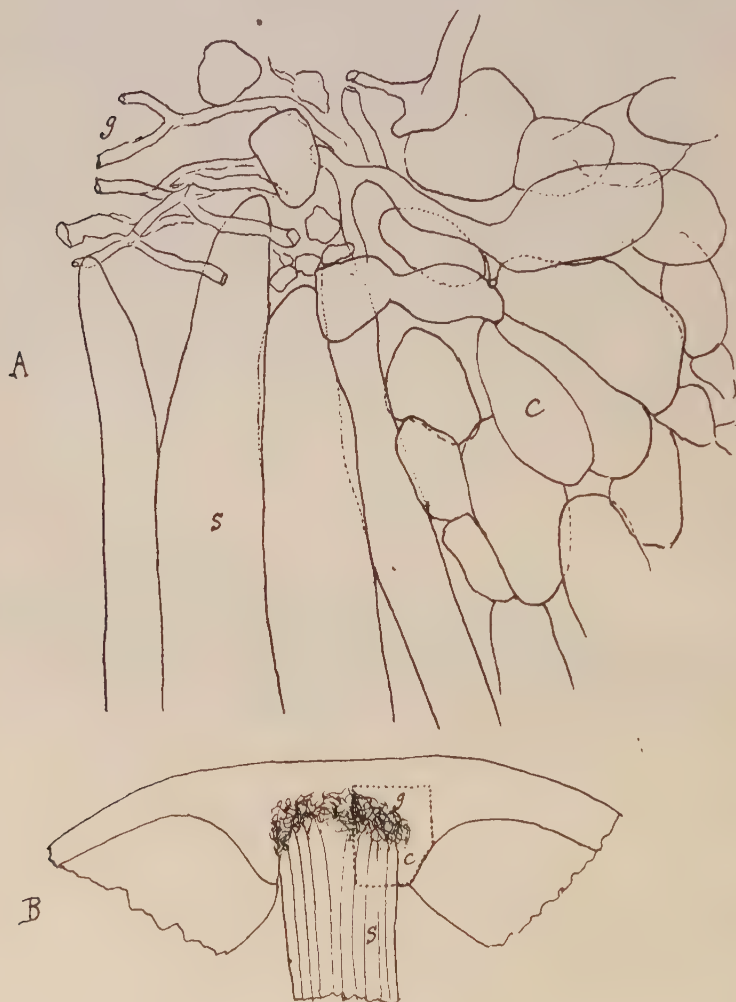



Fig. 19. — *Mycena tenerrima* Berk.

Insertion du stipe sur le chapeau, montrant les hyphes du stipe *s*, les hyphes grêles de la zone de contact *g* et les hyphes vésiculeuses du collarium *c*. A (Gr. 500/1) figure représentant à un plus fort grossissement la région délimitée par un pointillé dans la figure B. (Gr. : 50/1).

cendent autour du sommet du pied en l'entourant comme d'un bourrelet ou collarium circulaire (fig. 19).

Le stipe est donc distinct du chapeau et de plus pénétrant. Ce caractère s'observe aisément sur l'adulte. En effet la partie de la chair du chapeau dans laquelle le stipe est enchâssé, finit par se décoller, formant un collier libre sur lequel sont insérées les lames.

Ce caractère a son importance, car nous verrons qu'il contribue à agrandir le fossé, qui sépare les *Basipedes* des autres *Mycena*.

Chez *M. vitilis* par exemple, que nous avons pris comme type du genre, l'écorce du stipe passe d'une manière insensible à la ligne cornée qu'on remarque au dos des lames et ces dernières ne sont pas collariées.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil sur la base du stipe, nous constatons une structure en tous points comparable à celle que nous venons de décrire pour son sommet. Ceci ressort assez clairement des figures que nous donnons pour nous dispenser d'explications complémentaires. Nous ferons simplement remarquer que la région celluleuse qui forme la partie supérieure du disque basilaire du stipe est différenciée avant que les hyphes du collarium piléique ne soient renflées en vésicules (fig. 20).

En terminant l'étude de cette espèce nous dirons quelques mots des *caractères cytologiques* que nous avons étudiés sur de jeunes exemplaires encore fermés (2/3 mm. de haut.).

A cet âge, les hyphes du stipe, sont très trapues, larges et courtes. Elles renferment dans un cytoplasme réticulé abondant de nombreux noyaux groupés vers le milieu de chaque article. Ceux-ci sont très petits avec un nucléole bien net et un nucléoplasme homogène et peu colorable.

Les poils du stipe sont également multinucléés.

Par contre dans les hyphes piléiques et lamellaires, les noyaux sont peu nombreux.

Le picroformol produit des précipitations très chromophiles

et très abondantes dans les hyphes du chapeau et du médiostrate des lamelles. Les hyphes subhyméniales et celles (correspondantes) du dos des lames, de taille plus réduite que les précédentes ne présentent aucune précipitation.

Le fixateur de Laguesse ne montre aucun précipité, mais laisse voir dans les hyphes correspondantes un cytoplasme réticulé.

Quant aux vésicules du voile général il est bien difficile de se rendre compte de leur structure à cause de leur grande affinité pour l'hématoxyline. Elles présentent une membrane externe qui paraît très épaisse et se teinte de mauve très pâle, et un contenu (ou peut être seulement une membrane interne?) qui prend une coloration intense d'un noir violet, qui résiste bien à l'alun employé pour la régression.

*M. codoniceps* Cooke (c'est peut-être le *M. trachelina* Fr.):

Les *Mycena* sont jusqu'ici très imparfaitement connus, de sorte que nous nous voyons contraint, même pour cette espèce très caractérisée, de donner une description.

« Chapeau (3-7 mm.) campanulé conique, sillonné, ténu, gris et hérissé de poils incolores.

Lames gris foncé à arête blanchâtre, linéaires, peu larges, ascendantes libres

Stipe (1-3 cm. × 1/3 mm.) filiforme, hyalin, fistuleux, poilu avec le sommet strié, greffé par une base dilatée en un petit disque hérissé pubescent.

Spore elliptique 8 × 4-4,2 μ lisse.

Basides en massue 24-25 × 7-8 μ tétraspores.

Poils d'arête petits, cylindroconiques (mesurant 10-20 × 6-12 μ dans leur partie saillante) lisses.

Revêtement du chapeau gélatineux. »

Nous récoltons communément cette espèce pendant les mois d'Août et Septembre dans les forêts d'épicéas de Savoie. Son substratum préféré paraît être l'humus ou les débris de bois ou d'écorces, dans les creux des vieilles souches, mais nous avons




Fig. 20. — *Mycena tenerrima* Berk.

Insertion du stipe sur le disque basilaire montrant les hyphes du stipe *s*, les hyphes grêles de la zone de contact *g*, et les hyphes vésiculeuses formant la pilosité du disque *d*.

B. Figure représentant au grossissement de 500/1 la région délimitée par pointillé dans la figure A. (Gr. : 50/1); *l* : lames ; *v* : voile général.

pu également la récolter sur les cônes tombés ou dans les hautes herbes.

Il est très difficile de trouver des exemplaires assez jeunes pour étudier leur développement et seuls ceux qui sont familiarisés avec ces études délicates peuvent imaginer les difficultés que présentent leur récolte et l'inclusion.

Par une sorte de fatalité notre plus jeune stade (300 μ de diamètre) a été en partie détruit lors des manipulations de coloration sur lame. Tout ce que nous pouvons en dire c'est qu'il semble bien que les lames se forment par un plissement progressif de la surface inférieure du chapeau. Au reste l'origine interne de l'hyménium est loin d'être certaine, mais il faudrait pour trancher la question disposer d'exemplaires encore plus petits.

Un stade de 0,5 mm. de haut est une masse subglobuleuse dont la base aplatie est rebordée de poils serrés ascendants, formant une cupule volviforme.

Le stipe, très court, à peine plus long qu'épais se trouve entièrement caché par le chapeau hémisphérique dont les bords sont rabattus jusqu'au contact avec le disque basilaire. (fig. 21)

Les lames sont déjà bien formées.

La *chair piléique* présente 2 couches :

*a*) la plus profonde, formée d'hyphes assez grosses, courtes, régulièrement couchées et brunâtres. Ces hyphes qui représentent l'hypoderme celluleux des Mycènes typiques sont très pauvres en cytoplasme et contiennent (fixation au liquide de Regaud) de nombreux corpuscules métachromatiques sous forme de sphérules de taille variée, dont les unes sont très chromophiles alors que les autres ne se colorent pas nettement par l'hématoxyline.

Au-dessous de cet hypoderme, les hyphes deviennent plus grêles, densément serrées et s'incurvent pour passer dans la trame des lamelles.

*b*) Au-dessus se trouve le revêtement épais, formé d'hyphes très grêles irrégulièrement redressées et entrelacées, écartées les unes des autres par gélification.

A l'extrême surface on trouve une couche ténue d'articles

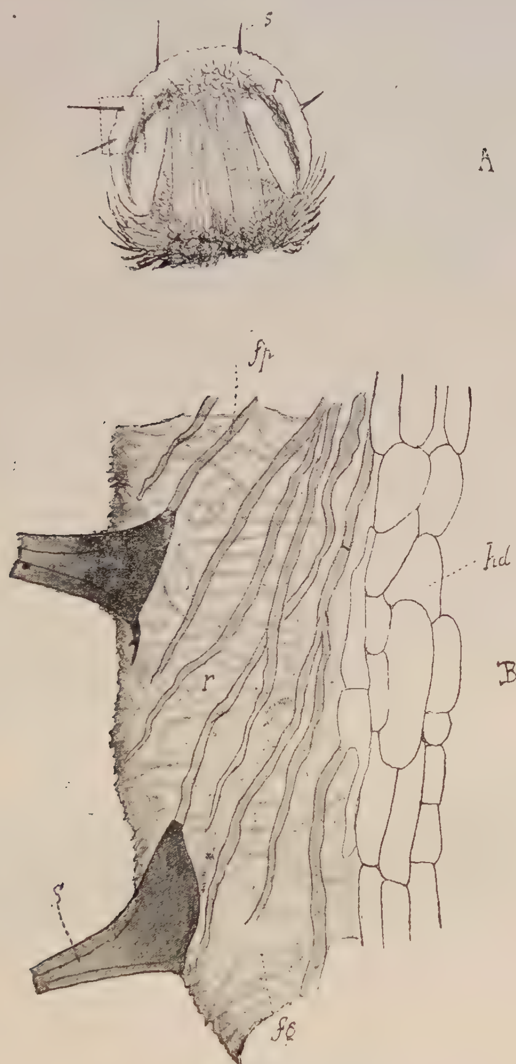



Fig. 21. — *Mycena codoniceps* Cooke.

A. Coupe radiale d'un jeune (Gr. 50/1). B. Figure représentant au Gr. de 500/1 la région limitée par un pointillé dans la figure A et montrant l'hypoderme *hd*, et le revêtement visqueux *r*, qui contient deux sortes de filaments : les uns, *fg*, entièrement gélifiés, les autres *fp* qui portent les soies *s* de la surface du chapeau.

courts, ovoïdes ou globuleux, mais de très petite taille et hérissés en brosse.

Signalons enfin, caractère particulier de cette espèce, de très longues soies (200 μ de long environ) dressées et éparses sur le chapeau, réfringentes et nacrées dans l'eau. Ces soies sont très évidentes sur les préparations colorées à l'hématoxyline car leur paroi prend une teinte bleu noirâtre intense (1); elles sont atténuées en haut et présentent une membrane ± épaisse, (parfois tellement que la lumière en est presque oblitérée) atteignent leur maximum de largeur (10-14 μ) au niveau de la surface piléique où elles sont parfois inégales ou gibbeuses, puis s'amincissent brusquement au-dessous en une petite racine souvent oblique qui vient s'insérer sur une hyphe de l'intérieur du revêtement gélifié.

Les articles en brosse de l'épicutis remontent ± longuement le long de ces soies qui en sont, en quelque sorte, chaussées.

Comme chez d'autres *Basipedes*, le stipe est distinct par sa structure, du pileus et du disque basilaire, aussi n'y reviendrons-nous pas.

Les hyphes du *stipe* sont cylindriques et contiennent un cytoplasme abondant creusé de vacuoles nombreuses avec sphérules métachromatiques, et plusieurs noyaux rassemblés au centre.

Le pied est déjà farci d'une moelle bien distincte d'hyphes grêles et allongées; sa surface présente quelques poils obtus et sa base est emboîtée dans un collier de poils serrés à cloisons rapprochées, délimitant des articles courts qui imitent un parenchyme.

La dilatation discoïde de sa base est hérissée d'un très grand nombre de soies tout à fait analogues à celles que nous venons de décrire à la surface du chapeau : épaissie et très basophile sur une grande longueur, leur paroi s'amincit, devient facile à froisser et ne retient plus l'hématoxyline vers la base.

1. Il est bien probable que ces soies bleuissent par les réactifs iodés, mais jusqu'ici nous avons négligé d'en faire l'essai.

Un stade un peu plus avancé (1 mm. de haut.) montre, hormis le stipe devenu fistuleux, peu de changements, sinon que le revêtement, plus épais, se laisse aisément étudier. On voit alors qu'il est constitué par deux sortes d'hyphes :

les unes très ténues (à peine 1 μ) emmêlées et redressées;

les autres de 2-3 μ de diamètre, sont plus régulières quoique flexueuses et s'orientent obliquement par rapport à la surface du chapeau; elles ne semblent pas gélifiées et existent presque seules à la marge; c'est à leur extrémité que naissent les soies du chapeau.

Cette distinction, moins nette dans le stade précédent est ici très évidente, même à un faible grossissement (fig. 21).

*M. pachyderma* nov. sp.

Voici une diagnose de cette petite espèce que nous considérons comme nouvelle.

« Chapeau (3-6 mm.) subglobuleux ou hémisphérique, gris glauque et très finement villeux pruineux, puis ouvert, campanulé hémisphérique, blanchâtre avec le centre et les stries gris à gris brun, glabrescent.

Chair mince, recouverte d'une couche gélatineuse séparable.

Lames assez espacées (12-14 grandes lames avec 1 lamellule), blanches, adnées. Stipe (5-9 mm. × 0,5 mm.) courbé, à base à peine dilatée, greffée sur les écorces et dépourvue de rhizoïdes, blanchâtre hyalin, rayé strié en haut et couvert d'une pruine blanche, plus grossière vers la base, plein.

Spore subglobuleuse 7,7-8-9,5 × 6,5-7,5-8 μ. lisse.

Basides renflées en massue 26-32 × 11 μ. ord. tétraspores.

Arête des lames hétéromorphe par des poils obovales arrondis (de 10 μ de diamètre) hérissés de diverticules peu nombreux.

Chair piléique et trame des lames formées d'articles courts.

Revêtement du chapeau formé d'hyphes ± branchues et redressées, très grêles (1,5-2 μ) et écartées les unes des autres par gélification de leurs parois. »

Cette espèce récoltée d'abord en décembre 1924 au Bois de Vincennes sur le tronc d'un saule pleureur a été retrouvée en

novembre 1925 sur les troncs moussus des ormes à Gros-Bois.

Les exemplaires dont nous avons fait l'étude cytologique avaient été récoltés au Bois de Vincennes et fixés sur place au picroformol.

Sur un jeune échantillon de 1/2 millimètre de haut on voit déjà que le stipe est distinct du chapeau et que sa base greffée, bien que non discoïde est entourée d'un pseudoparenchyme d'articles courts qui représente, à n'en pas douter le disque des *Basipedes* typiques. Les hyphes du pied sont des cylindres de gros calibre (12-14 µ) à cytoplasme formant d'abondants trabécules réticulés et à noyaux nombreux massés vers le milieu de chaque article. Vers la surface se trouve une mince pellicule d'hyphes étroites (2-4 µ) dont plusieurs se redressent en poils indifférenciés.

Dans le chapeau on distingue la chair proprement dite et le revêtement

*a*) La chair est formée d'hyphes assez courtes, régulièrement radiaires et contenant chacune deux noyaux souvent rapprochés; les plus profondes sont riches en cytoplasme, mais celles de la partie supérieure (surtout au centre du pileus) qui sont un peu plus grosses n'en contiennent guère On y distingue pourtant encore bien les deux noyaux et de plus, d'abondantes précipitations de fins granules chromophiles.

*b*) Ces articles supérieurs de la chair se redressent et donnent naissance aux filaments du revêtement. Ceux-ci sont très écartés les uns des autres par gélification de leurs membranes et dégénèrent rapidement. Ils forment une couche épaisse (100 à 120 µ d'épaisseur au centre du chapeau) séparable de la chair en raison de son élasticité et qui est le caractère le plus saillant de notre espèce, bien qu'il puisse passer très facilement inaperçu ainsi que nous l'a montré notre expérience personnelle.

Enfin, tout à fait à la surface, de minuscules poils indifférenciés forment une couche non gélifiée et très mince qui communique au chapeau son aspect pruineux.

En terminant l'étude du genre *Mycena* nous résumerons dans

le tableau suivant les conclusions auxquelles nous sommes arrivé sur la systématique de ce genre.

Sous genre I. *Eumycena*. — Stipe continu avec le chapeau; les hyphes des parois du pied se continuant ± longuement sur le dos des lames; très généralement la base du stipe est hérissée de rhizoïdes formées d'hyphes grêles fasciculées cohérentes.

**Glutinipedes**. — Stipe et chapeau à revêtement gélifié Arête des lames gélifiée.

ex. *M. epipterygia*.

**Lactipedes**.— Stipe et chapeau contenant des hyphes vasculaires ou des laticifères.

ex : *M. sanguinolenta*, *fellea*.

**Candidæ** — Espèces blanches à chapeau pruineux par des poils minuscules; spores souvent différentes de celles des Typicæ :

lames sinuées ou libres.

ex : *M. lactea*

lames décurrentes.

ex : *M. candida*.

**Adonidæ**. — Grandes espèces à chapeau étalé à couleurs vives. Revêtement peu différencié. Spores petites. Cystides faciales volumineuses.

ex : *M. pura*, *pelianthina*.

**Typicæ**. — Espèces en général gris brun, ne présentant pas les caractères des groupes précédents.

ex : *M. rosella*, *filopes*, *vitilis*, *galericulata*, *leptocephala*.

Sous-genre II. *Insiticia*. — Stipe distinct du chapeau; les hyphes de ses parois se terminant en pointe à leur partie supérieure. Pas de rhizoïdes mais simplement de petits poils non fasciculés. Petites espèces à stipe greffé sur le support, à revêtement piléique souvent gélifié :

**Basipedes**. — Stipe à base dilatée en disque.

ex : *M. stylobates*, *codoniceps*, *tenerrima*.

**Insititiæ**.— Stipe à base non ou à peine bulbilleuse.

ex : *M. pachyderma*.

**Delicatula** Fayod.

Les caractères du genre sont ceux de l'*Omphalia integrella* Pers.

Nous rappellerons dans la diagnose suivante les caractères de cette plante que nous avons rencontrée en troupes abondantes à tous les âges sur les débris très consommés des souches dans les tourbières de la forêt de Carnelle.

« Entièrement blanc ou plutôt hyalin, diaphane.

Chapeau (5-8 mm.) campanulé tronqué avec la marge infléchie, puis discoïde et cyathiforme, radié strié et glabre.

Lames très espacées (8 grandes lames; pas de lamelles intermédiaires) étroites, pas nettement décurrentes.

Stipe (10-15 mm. $\times$ 0,5 — 1 mm.) subégal et onduleux à surface villeuse glabrescente, à base brusquement renflée en un bulbe très finement hérissé villeux.

Spores ventrues, en amande 8-10 $\times$ 4-5 $\mu$.

Basides étroitement claviformes, longuement atténuées pédiculées, non saillantes 30-40-45 $\times$ 6-8 $\mu$ tétrasporiques. Sous-hyménium rameux.

Chair piléique formée de grosses hyphes (20-30 $\mu$ de diamètre) radiaires; elles s'incurvent pour descendre verticalement dans les lames et y deviennent plus grêles (5-8 $\mu$)

Revêtement du chapeau formé d'hyphes radiaires, couchées, de diamètre très inégal; vers le centre on trouve les restes du voile général sous forme d'articles irrégulièrement claviformes, à parois épaisses; ceux-ci se retrouvent identiques sur la surface du bulbe de la base du pied. »

Cette espèce, habituellement rangée dans les *Omphalia* en a été séparée par Fayod (52) pour former avec quelques *Mycena* un genre particulier *Delicatula*.

Le principal caractère de ce genre sera probablement son développement angiocarpe bien marqué, dès qu'il sera prouvé que les Mycènes blanches sont gymnocarpes; nous allons y revenir en détail tout à l'heure mais dès maintenant nous savons que la structure du revêtement piléique les distingue : chez les

Mycènes blanches le chapeau paraît pruineux mat à cause d'une fine pilosité qui le recouvre entièrement alors que chez *Delicatula* sa surface présente les restes d'un voile général d'hyphes renflées à parois épaisses.

Fayod a fait encore rentrer dans son genre *Delicatula*, l'*Omphalia microscopica* Wirtg et le *Mycena echinipes* Fr. espèces dont on ne sait au juste ce qu'elles sont et qui peuvent fort bien avoir été interprétées dans des sens différents suivant les auteurs.

Patouillard (102) a admis le genre de Fayod en y faisant encore rentrer les *Omphalia crispula* Q et *gibba* A et S.

Nous avons eu fréquemment l'occasion de rencontrer la première de ces plantes dont nous allons indiquer les caractères distinctifs.

« Chapeau (2/3-7 mm.) versiforme, ordinairement déprimé et crispé frisé, parfois en forme de tricorne avec la marge irrégulièrement crénelée, mais parfois bien régulier, largement omboné bossu ou discoïde.

Blanc, ténu et diaphane, finement pubescent à la loupe.

Lames n'existant qu'au centre du chapeau, évanouies au bord, ou même totalement absentes (ce sont plutôt des côtes dues en général aux crispations piléiques).

Stipe (1,5 à 10 mm. × 1/5-2/3 mm.) égal, à base greffée dépourvue de rhizoïdes, finement hérissé à la loupe.

Spores ellipsoïdes 7 × 3,8 μ.

Revêtement du chapeau formé, au-dessus de grosses hyphes cylindriques (de 10 à 14 μ de diamètre) et couchées radialement, de poils longs et grêles (par ex : 80 × 2-4 μ) aciculés spinuliformes, à parois incolores mais épaisses, souvent onduleuses vers la base qui présente une forme variable lobée par des diverticules irréguliers à parois épaisses. »

Espèce assez commune en Savoie mais très variable. Nous en avons trouvé une fois un exemplaire si petit et si régulièrement discoïde qu'on l'aurait facilement pris pour un *Dasyscypha*. Cependant facilement reconnaissable aux spinules du chapeau et du pied qui paraissent ainsi finement hérissés à la loupe.

Habitat variable : noté sur débris de plantes, graminées, écorces, souches de *Cirsium spinosissimum* (ce dernier à 2.400 m. d'altitude),

Pour l'instant nous ne discuterons pas la place de cette espèce bien qu'il nous semble peu probable qu'elle soit subangiocarpe, mais en mycologie, comme ailleurs, il ne faut jurer de rien et nous n'avons pas été peu surpris de trouver les *Mycena* gymnocarpes, tandis que l'hyménium a une origine si nettement interne chez *Delicatula integrella* dont les lames ne sont pourtant que rudimentaires chez l'adulte.

*Développement du Delicatula integrella.* — Un exemplaire de 400 µ de haut est une masse subglobuleuse dans laquelle un léger sillon circulaire visible de l'extérieur trahit à première vue la différenciation du chapeau.

Les coupes montrent dans la partie supérieure deux régions fortement colorables, correspondant aux rudiments de l'hyménophore et du chapeau.

Les hyphes de l'hyménophore sont très grêles (1.5 µ) et s'incurvent progressivement à partir des hyphes de la chair piléiqué dont elles dérivent.

Il n'y a pas à ce stade de chambre lamellaire et la surface inférieure de l'hyménophore, que les coupes tangentielles révèlent comme encore unie, s'applique contre les éléments superficiels du stipe; ces derniers sont renflés celluleux ce qui les distingue à première vue des filaments de la chair du chapeau.

L'angiocarpie est très marquée car on voit que les hyphes marginales du chapeau se confondent avec celles de la base du stipe. De plus on remarque un voile général bien différencié à articles fortement renflés en massue, presque celluleux et à parois épaisses qui recouvre toute la plante ; ce voile est partout d'assez grande épaisseur, mais celle-ci est particulièrement exagérée sur le chapeau; on constate en effet d'après l'allure des filaments grêles de la chair du chapeau que ce dernier est en réalité presque ombiliqué au centre tandis que vu de l'extérieur il paraît au

contraire omboné tant est épaisse la couche de voile qui le recouvre.

Si nous examinons maintenant un stade de 2/3 mm. de haut nous voyons que la face inférieure de l'hyménophore qui était précédemment à peu près plane, tend à s'incurver de plus en plus; en même temps les hyphes superficielles du stipe que nous avons déjà pu distinguer au stade précédent se dressent en poils serrés assez volumineux (plus gros à cet âge que les hyphes pédiculaires proprement dites) formant un véritable voile partiel qui reste en contact avec la surface hyméniale (c'est là un simple contact, non une soudure) de sorte que même à cet âge avancé nous n'avons pas encore de chambre annulaire.

Ce n'est que plus tard que, l'incurvation des bords du chapeau s'accentuant, il se produit un vide où se développent les feuillets.

Enfin chez l'adulte nous avons vu que le voile général est encore facile à déceler à l'aide du microscope; quant au voile partiel il ne peut pas former d'anneau à cause de sa structure même et se réduit à une légère villosité de la surface du pied.

En résumé *Delicatula integrella* est une espèce typiquement angiocarpe à voile général et voile partiel bien différenciés dans la première jeunesse et dont les lames résultent du plissement d'une surface hyméniale d'abord unie.

## III. — *SÉRIE DES LENTINUS*

Cette série se distingue de la suivante par l'habitat de ses espèces; la plupart sont lignicoles ou épiphytes, ce qui entraîne chez un grand nombre d'entre elles une réduction plus ou moins considérable du stipe qui cesse d'être central; après bien des hésitations nous ne maintiendrons que 2 tribus :

{ plantes à stipe excentrique, latéral ou nul.... Pleurotés
{ plantes à stipe central, coriaces, assez souvent terrestres . . . . . . . . . . . . . . . Marasmiés

## Tribu A. Pleurotés

On connaît encore si mal l'anatomie très variée de cette tribu que le tableau suivant doit être considéré comme provisoire, le genre *Pleurotus* en particulier servant de « dépotoir » à toutes les espèces qu'on ne sait où caser.

Parmi les espèces françaises que nous avons étudiées nous distinguerons les groupements suivants.

Spores bleuissant aux réactifs iodés.
  Hyphes vasculaires très distinctes . . . . *Lentinellus*
Spores ne bleuissant pas par l'iode.
  Plantes épaisses ou franchement coriaces.
    Un anneau, une cortine ou des écailles sur le stipe simulant une zone annuliforme . . *Lentinus*
    Pas d'anneau ni de cortine.
      Chapeau mince fendu radialement *Schizophyllum*
      Chapeau non fendu radialement.
        Stipe en général bien développé d'abord central avec lames souvent décurrentes (aspect de *Clitocybe* le plus souvent)
          franchement coriaces. . . . *Panus*
          charnus coriaces. . . . . *Pleurotus*
        Stipe latéral ou nul.
          franchement coriaces. . . *Panellus*
          charnus coriaces à chair gélatineuse dans la partie supérieure du chapeau. . . . . *Acanthocystis*
  Plantes de petite taille généralement blanches, à chair mince homogène et tendre mais à stipe oblitéré chez l'adulte.
    leucosporés. . . . . . . . . . . . *Pleurotellus*
    spores briquetées ou brun jaune en masse. *Dochmiopus*

**Lentinellus** (Fayod) nob.

Fayod (52) a fondé ce genre sur le *Lentinus cochleatus* Pers. dont il dit « s'éloigne des autres espèces citées ci-dessus (1) par sa trame régulière, ses paraphyses rebondies, plus courtes que les basidies et ses spores sphériques granuloso-anguleuses comme celles de plusieurs Hydnés ».

Van Bambeke (14) a signalé chez la même espèce des hyphes vasculaires que Fayod n'avait pas indiquées.

Patouillard (1909) étendit cette observation au *Lentinus ursinus* Fr. (103).

Non seulement nous avons retrouvé les hyphes vasculaires chez cette dernière plante, mais nous les avons découvertes chez le *Lentinus omphalodes.* Fr.

Or il est intéressant de remarquer que les spores des trois espèces que nous venons de citer sont très analogues par leur petite taille. Nous avons remarqué que leur membrane bleuit sous l'action des réactifs iodés chez *L. ursinus* Fr. et *omphalodes* Fr. (2).

Il nous semble indiqué de réunir les trois espèces dans un même genre qui n'est probablement pas affine au groupe du *Lentinus tigrinus* Bull. avec lequel il était confondu sous la même dénomination générique. Bien que la trame des lames de *L. ursinus* Fr. devienne très emmêlée et que sa spore soit sensiblement lisse nous ne pensons pas qu'il faille encombrer la nomenclature d'un nom nouveau. Il est très délicat lorsqu'on crée un genre sur une seule espèce de faire la distinction entre les caractères génériques et les caractères spécifiques et il arrive souvent qu'on les confond. Ce fut le cas de Fayod qui a caractérisé son genre *Lentinellus* par une trame régulière, caractère qui se trouve n'avoir ici qu'une valeur spécifique.

Aussi nous croyons nous autorisé à modifier sa diagnose de la manière suivante :

1. C.-à-d. *tigrinus* Bull., *Dunali* DC, *gallicus* Quél

2. Les spores du *Lentinus cochleatus* sont très probablement amyloïdes, mais nous n'avons malheureusement pu les étudier jusqu'ici.

**Lentinellus** Fayod emend.

« Espèces minces et tenaces, lignicoles, dont la chair contient des hyphes vasculaires abondantes, radiaires dans la partie supérieure du chapeau, et qui pénètrent verticalement dans la trame des lamelles.

Eléments hyméniens de très petite taille. Spores à membrane souvent grénelée, bleuissant par l'iode. »

Il est fort probable que les *Lentinus bisus* Quél, et *badius* Bres. viendront se ranger dans ce genre.

Nous étudierons d'abord *Lentinellus ursinus* Fr. que nous avons récolté à Fontainebleau sur des troncs de hêtre abattus et dont voici une description.

«Chapeau (1-2,5 cm.) d'abord cupuliforme et fixé par le dos avec les lames naissant à l'intérieur de la coupe (la surface hyméniale naît donc à la partie supérieure du carpophore, comme celle d'une Cyphelle) puis inégalement élargi et parfois lobé, brunâtre pâle, crème fuscescent, se couvrant vite d'un épais tomentum blanchâtre fulvescent, sauf au bord où il reste absolument glabre, enfin atteignant jusqu'à 5-6 cm. et brun rouge foncé à tomentum congloméré en mèches dressées et concolores.

Lames concourant vers un point excentrique, très inégales serrées, blanchâtres et fortement dentées en scie, enfin brunâtres.

Chair mince (à peine 1 mm.) tenace et inodore.

A la fin elle atteint jusqu'à 2 mm., brunit et prend une odeur acide.

Spores subglobuleuses 2-3,2 $\times$ 2-2,2 $\mu$ lisses ou légèrement aspérulées.

Basides cylindracées 14 $\times$ 3.5 $\mu$ saillantes, tétrasporiques. »

Vers le centre du chapeau, la chair présente trois sortes d'éléments :

1° Des hyphes emmêlées de 4-5 $\mu$ de diamètre à paroi très fortement épaissie, subsolides et d'aspect nacré. Elles sont souvent noueuses et leurs nœuds saillants seuls se colorent en bleu

par l'iode chez les jeunes exemplaires. Chez les vieux toute la membrane se colore uniformément et intensément par l'iode.

2° Un second lacis d'hyphes intriquées dans les intervalles des précédentes, dont elles se distinguent par leurs parois à peu près minces, non amyloïdes. Leurs cloisons transversales sont munies de boucles.

(On trouve aussi quelques hyphes intermédiaires dont la paroi est épaissie mais la lumière encore large.)

3° Des hyphes vasculaires très abondantes, $\pm$ disposées radialement. Ce sont des tubes exactement cylindriques de 6-10 $\mu$ de diamètre qui présentent de loin en loin quelques cloisons bombées en verre de montre, dépourvues de boucles.

Leur contenu fragmenté en une multitude de gouttelettes très serrées, englobe un assez grand nombre de corps hyalins ressemblant à des vacuoles rondes et qui représentent sans doute les noyaux.

Cette structure de la chair piléique au disque se retrouve non modifiée à la base de la trame des lamelles. Mais si l'on se rapproche, soit de la marge du chapeau, soit de l'arête des feuillets on assiste à une disparition progressive des hyphes amyloïdes, ainsi qu'à une orientation des autres hyphes qui se disposent plus régulièrement.

Les hyphes vasculaires abondent dans le revêtement du chapeau où elles sont très régulièrement rectilignes et radiaires. Dans la trame des lamelles ce sont des tubes droits exactement verticaux qui, en arrivant au voisinage de l'hyménium « se relèvent brusquement sans changer de forme ni de dimension en formant des organes non assimilables aux cystides dont l'origine est toute différente » (Patouillard, *loc. cit.*).

Pour être complet il nous reste à décrire le revêtement piléique. Ce dernier est formé d'hyphes grêles couchées, jaunâtres, et cohérentes qui émettent des poils longs et filiformes de 2 à 2,5 $\mu$ de diamètre à parois épaissies et jaunâtres avec quelques cloisons transversales présentant constamment des boucles bien nettes. Ces poils dressés ou diversement enchevêtrés sont

souvent fasciculés en mèches plus ou moins confluentes les unes avec les autres et qui forment le tomentum du chapeau.

Jetons maintenant un coup d'œil sur des coupes de matériel fixé au liquide de Regaud et coloré à l'hématoxyline.

Au centre du chapeau nous distinguons encore très bien trois sortes d'éléments (pl. II).

1° Les hyphes épaissies qui ne prennent l'hématoxyline que suivant une mince traînée cytoplasmique axiale;

2° Les hyphes à parois minces dont le cytoplasme assez abondant est réduit à des diaphragmes ou trabécules transversaux à cause du grand développement des vacuoles dans lesquelles on distingue souvent des sphérules métachromatiques;

3° Les hyphes vasculaires dont le cytoplasme est réduit à un réseau de trabécules ténus délimitant des mailles très fines correspondant aux vacuoles qui sur le vivant avaient l'aspect de gouttelettes réfringentes. Cette taille uniformément très petite des vacuoles et la ténuité du réseau protoplasmique qui les entoure distinguent bien les hyphes vasculaires des hyphes de la 2e catégorie que l'on reconnaît d'ailleurs déjà à leur faible diamètre (2,5-4 $\mu$).

Les hyphes vasculaires renferment en outre un grand nombre de granulations basophiles de taille uniforme, qui sont peut-être contenues dans le protoplasme ; mais vu leur petite taille, il est très difficile de se prononcer exactement sur leur nature; nous ne pensons pas qu'il s'agisse de cytosomes, car ces éléments ne se retrouvent pas dans les hyphes fondamentales de la chair piléique.

Les noyaux y sont très distincts et très chromophiles; ils sont peu nombreux, mais étant donnée la longueur considérable des tubes qui les renferment, ils sont assez difficiles à dénombrer dans chaque article, semblent pourtant constamment au nombre de deux entre deux cloisons transversales consécutives.

Si nous examinons maintenant une coupe transversale des feuillets nous voyons que les extrémités des hyphes vasculaires dans l'hyménium sont le plus souvent indifférenciées, mais

quelquefois elles sont plus ou moins ventrues et cuspidées comme des cystides.

Nous étudierons ensuite *Lentinellus omphalodes.* Fr. dont, faute de temps, nous n'avons encore pu faire l'examen au point de vue cytologique.

« Chapeau (7-25 mm.) très variable de formes; tantôt infundibuliforme ou à ombilic étroit et profond ± excentré, tantôt convexe plan dimidié etc... non strié, brun fuscescent pâle, glabre, mais montrant à la loupe des fibrilles appliquées, innées, exactement radiaires.

Chair plutôt mince, avec odeur assez spéciale.

Lames subespacées (3 lamellules), blanchâtre sale, décurrentes ou concourant latéralement, assez larges avec l'arête crénelée biselée.

Stipe 1 cm. × 1,5 mm. subcentral, ou plus souvent très excentré ou même subnul, lisse ou costé jusqu'en bas par décurrence des lames, subconcolore et nu, versiforme (subégal à obconique) élastique, presque plein.

Spores, blanc pur en masse, courtement ovales ellipsoïdes, 5,5-6 × 3,5-4 μ à membrane amyloïde finement aspérulée.

Basides courtement claviformes 27 × 7 μ à 4 stérigmates.

Trame subrégulière, sous-hyménium subnul.

Une coupe radiale dans le chapeau montre des filaments emmêlés, avec un grand nombre d'hyphes vasculaires reconnaissables à leur contenu multiguttulé; celles-ci constituent presque à elles seules le revêtement du chapeau où elles sont très régulièrement radiaires; on les retrouve dans la trame et on les voit émerger dans l'hyménium sous forme de pseudo-cystides à contenu guttulé.

Sur le bois coupé de l'épicéa (Savoie). »

On peut suivre facilement dans la nature le développement de cette espèce; elle se présente d'abord sous forme d'une colonnette ou d'une baguette dressée, parfois un peu comprimée en spatule, naissant sur le trajet des cordelettes mycéliennes; un évasement de la partie supérieure formant les rudiments du

chapeau donne à la plante l'aspect d'une trompette; cet évasement va en s'accentuant avec l'âge et se couvre de lames à la face inférieure.

*L. omphalodes* est donc gymnocarpe; bien que, pour l'instant nous ne connaissions pas d'une manière aussi complète le développement de *L. ursinus*, nous pouvons conclure qu'il s'écarte sensiblement de celui de *L. omphalodes* :

Chez *L. omphalodes* l'hyménium se forme à la partie inférieure du chapeau comme c'est le cas pour la plupart des agarics.

Chez *L. ursinus* l'hyménium naît à la partie supérieure du chapeau comme c'est le cas pour les Cyphelles et les Pézizes.

Il est intéressant de noter ces deux modes de développement diamétralement opposés chez deux espèces dont les affinités étroites apparaissent comme indéniables après ce que nous venons d'en dire.

**Lentinus** Fr. (pro. parte.)

Nous ne connaissons qu'un trop petit nombre de vrais *Lentinus* pour avoir une idée nette de ce genre; nous dirons que *L. variabilis* Fr.est une plante chez laquelle la gymnocarpie ne peut être mise en doute; des échantillons de 3 cm. de haut ou même plus, ont encore une forme simplement conique dans laquelle on ne distingue encore pas de chapeau; ce dernier se forme par un évasement graduel de la partie supérieure du primordium.

Nous regrettons bien de ne pouvoir faire l'étude anatomique de cette espèce que nous n'avons pas retrouvée depuis l'année 1922; elle ne semble pas rare et en tous cas paraît largement répandue mais manque totalement certaines années.

Dans sa diagnose du genre *Lentinus*, Fayod (52) a écrit « gymnocarpe-subangiocarpe » et plus loin: « Il serait particulièrement intéressant d'étudier le développement et l'organisation des *Lentinus* qui sont pourvus de voile,car non seulement il se pourrait qu'on découvrît quelque parenté entre elles et certaines formes de *Lepiota*.., mais encore parce qu'il serait fort curieux de mieux observer le fait que nous offre le *Lentinus tigrinus*: un

thalle très peu différencié, dans lequel on retrouve de certaines particularités caractéristiques pour les formes inférieures (manque de subhyménium, trame emmêlée) et un développement semi-angiocarpe. »

Après l'étude que nous avons faite (76) du développement de *L. tigrinus*, il est permis de se demander s'il existe réellement des *Lentinus* chez lesquels l'hyménium a une origine interne. En effet, nous avons montré que l'hyménium s'y forme dans un sillon circulaire ouvert; l'anneau n'est dans ce cas qu'une prolifération de la région périphérique du stipe qui va rejoindre la marge piléique qui s'incurve à sa rencontre.

Comme *L. tigrinus* passait jusqu'ici pour angiocarpe et que l'aspect présenté immédiatement avant l'épanouissement du chapeau semblait bien en effet, confirmer cette opinion, nous avons nommé pseudo-angiocarpie le développement trompeur de cette espèce.

Nous verrons à propos des Bolets un nouveau cas de pseudo-angiocarpie; bornons nous à dire pour le moment que dans le cas du *Lentinus tigrinus* où l'anneau est d'origine péripédiculaire, il est impossible par une étude microscopique, même approfondie, de l'adulte de se douter de l'origine secondaire de cet anneau, puisque les hyphes qui constituent ce dernier sont en continuité parfaite avec celles du stipe. Au contraire, chez *Boletus flavus*, l'anneau est d'origine péripiléique et ses hyphes sont tout à fait distinctes de celles du pied, ce qui permet, même par un examen superficiel de l'adulte de déceler la pseudo-angiocarpie (1).

Il serait donc très intéressant de s'assurer de l'origine de l'anneau chez d'autres espèces comme *Lentinus lepideus*; jusqu'ici nous avons échoué dans la recherche des primordiums de cette plante qui est pourtant commune sur les couches d'épicéas en Savoie.

En attendant, nous nous permettrons de revenir, avec quelque détail sur le développement de *Lentinus tigrinus Bull* :

1. Voyez page 196 ce que nous disons du *Boletus flavus*.

Au début le jeune primordium est réduit à un tubercule arrondi d'environ 1 mm.; les coupes montrent qu'il est formé, au centre, d'un feutrage dense d'hyphes très pauvres en plasma; vers l'extérieur la chair devient plus lâche en même temps que ses filaments s'enrichissent en cytoplasme; enfin à l'extrême surface on trouve des poils dressés, serrés, dont quelques-uns, surtout ceux de la base du champignon ont une membrane légèrement épaissie et jaunâtre.

Plus tard, le tubercule s'allonge et, par un étranglement de plus en plus accentué, le chapeau se sépare nettement; dans un stade de 4-5 mm. de haut le sillon hyménial s'accuse encore plus et on distingue déjà au-dessous de lui, à l'endroit où se développera plus tard l'anneau, un léger rebord à peine saillant. A cet âge, une double coloration à la safranine et au vert lumière, montre pour une régression convenable, une très jolie différenciation; le stipe ne retient pas la safranine et se colore par conséquent en vert, (il en est de même de la pilosité superficielle du chapeau), mais au contraire tout le chapeau se teinte $\pm$ de rouge et surtout vers la marge.

Les hyphes piléiques, plutôt emmêlées au disque, divergent en éventail vers la marge qui s'infléchit de plus en plus en dessous; le stipe est hérissé de poils dont la membrane présente des épaississements d'un jaune brun sous forme de plaques irrégulières; ces poils, limités à la base par une cloison munie d'une boucle latérale, renferment dans un cytoplasme vacuolaire, deux gros noyaux dont chacun contient dans un nucléoplasme granuleux un petit nucléole.

Dans les stades ultérieurs, le rebord annulaire de la partie supérieure du stipe qui limite en bas le sillon hyménial, devient de plus en plus saillant par suite de l'allongement à cet endroit des poils superficiels qui croissent rapidement et obliquement de bas en haut.

Dans le dernier stade étudié, la surface inférieure du chapeau montre sur les coupes tangentielles les rudiments des feuillets; elle est fortement colorable mais se trouve masquée par suite

du développement complet de l'anneau qui, parti du stipe a rejoint la marge piléique qui s'est incurvée à sa rencontre.

Le champignon se présente donc avant l'étalement du chapeau comme une espèce à une hyménium franchement endogène, munie d'une cortine annuliforme.

**Panellus** Karsten.

Le type de ce genre est le *P. stipticus* bien connu.

Nous avons l'impression qu'il faudra en rapprocher le *Pleurotus mitis* dont Ricken (111) a entrevu l'analogie avec l'espèce précitée.

Voici nos notes anatomiques sur *Pl. mitis Pers.*

« Spore ténue, cylindracée subarquée 4,5-5 × 1 μ.

Basides à peine claviformes 18-20 × 3,5-(4) μ tétrasporiques.

Arête des lames largement stérile (comme obtuse et rebordée à la loupe) contenant un filament visqueux tenace et séparable dû à la gélification des hyphes de la trame à ce niveau ; fait analogue à celui que l'on connaissait chez les *Mycena* du groupe *Glutinipedes*.

Il n'y a pas de cystides ; l'arête montre simplement de toutes petites hyphes plus ou moins branchues irrégulières qui lui donnent un aspect pruineux, et des cristaux très abondants.

Chair piléique tenace, divisée en deux couches :

L'inférieure formée d'hyphes de 3-6 μ de diamètre non gélifiées; la supérieure d'hyphes dressées et nombreuses, longues mais si ténues par suite de leur gélification intense qu'elles sont presque invisibles ; la surface présente des hyphes incolores, non gélifiées, peu régulières, onduleuses de 3 μ de diamètre environ.

**Panus** Fr. (proparte)

Le type du genre *Panus* pris au sens restreint est chez nous le *P. conchatus* (? = *P. torulosus*). Cette plante ressemble beaucoup au *Pleurotus ostreatus* et espèces voisines dont elle diffère par sa remarquable ténacité; elle est d'après nos observations

évidemment gymnocarpe et à développement lent; c'est ainsi que des stades dont la hauteur atteint environ 1 cm. sont encore coniques et sans aucune trace de chapeau. Les caractères anatomiques de *Panus conchatus Fr.* sont les suivants :

« Spore pruniforme 5,5-6 × 3 μ.

Basides cylindriques 30 × 3,5-4 μ à peine saillantes, tétrasporiques.

Cystides très nombreuses sur les faces des lames, où elles sont saillantes de 6-12 μ, clavées cylindracées obtuses, d'origine profonde.

Sous-hyménium très dense enchevêtré rameux, peu distinct de la trame qui est elle-même emmêlée et formée d'hyphes grêles (3,5-4 μ) épaissies. »

La chair est partout emmêlée irrégulière, même dans le stipe ce qui se traduit par la déchirure cotonneuse et non fibreuse de ce dernier.

Dans la chair du stipe on distingue deux sortes de filaments : les uns à parois très épaissies ou même subsolides, d'aspect nacré ; les autres à parois minces transparentes, présentant des boucles aux cloisons transversales.

Ces deux sortes d'hyphes, de diamètre d'ailleurs semblable (3-5 μ) ne forment pas deux systèmes indépendants et l'on peut trouver les deux types précités sur le même filament, de part et d'autre d'une cloison transversale bouclée.

Le revêtement du chapeau ne diffère de la chair que par ses hyphes colorées, couchées radialement.

**Pleurotus** Fr. (pro. parte.).

Les espèces que nous considérons comme typiques du genre réduit sont : *Pl. ostreatus*, *Pl. sapidus*, *Pl. salignus* dont nous décrivons ci-après la structure.

*Pl. ostreatus* Jacq (forme à chapeau noir bleuâtre ou violacé)

« Spores cylindriques 11 × 3,7 μ avec un noyau central.

Basides 40-42 × 7,5 μ tétrasporiques, longuement atténuées pédiculees, un peu émergentes.

Trame emmêlée à hyphes bouclées; sous hyménium enchevêtré rameux.

Chair piléique à hyphes bouclées, emmêlées de 7 μ de diamètre; sur le dos des lames on trouve une couche subrégulière et dense formant ligne cornée et le revêtement est formé de filaments emmêlés et couchés de 5 μ de diamètre. »

*Pl. salignus* Pers. (diffère surtout du précédent par le chapeau gris brun blanchissant).

« Spores ellipsoïdes cylindracées 9-10 × 3,7-4 μ à paroi mince, contenant un nombre variable de guttules réfringentes (souvent une plus grosse à la base).

Basides 37-42 × 6-7 μ tétrasporiques, progressivement claviformes.

Pas de cystides, mais sur l'arête on trouve des poils basidiformes terminés en poil grêle.

Trame nettement emmêlée à hyphes de 8 μ à parois très épaissies, nacrées.

Sous hyménium d'épaisseur moyenne, nettement rameux à hyphes plus grêles à parois minces.

La chair piléique, emmêlée à hyphes bouclées de 12 μ de diamètre devient de plus en plus régulière vers la cuticule séparable dont les hyphes cylindriques et régulièrement couchées radialement sont nettement plus grêles (4 μ). »

Nous considérons comme très voisin le *Pl. cornucopiæ.* Paulet.

« Spores ellipsoïde ou à silhouette un peu fusoïde (7,5)-9-10 (11) × 4-4,5-(5) μ uninucléées. Basides (26)-40 × 8 μ tétrasporiques, allongées, à peine claviformes, non saillantes.

Trame franchement emmêlée dans toute son étendue avec sous hyménium mince, branchu enchevêtré, peu séparé.

Chair piléique assez lâchement emmêlée (hyphes bouclées) dans sa partie moyenne, plus dense vers les lames et vers le revêtement, ce dernier régulier à filaments de 6 μ de diamètre, peu différencié. »

Cette espèce présente sur le chapeau (surtout dans la jeunesse) des flocons blancs tomenteux formés d'hyphes cylindriques

bouclées, qui représentent sans doute un voile général; jusqu'ici nous n'avons pas encore eu l'occasion d'étudier le développement de *Pl. cornucopiæ*, qui pourrait bien être angiocarpe, pas plus d'ailleurs que celui du *Pl. ostreatus* sur lequel on n'a actuellement aucune indication.

Les trois espèces que nous venons d'étudier se rapprochent des *Clitocybe* par leur port, des *Rhodopaxillus* par la légère teinte lilacine des spores vues en masse, mais diffèrent de ces deux genres, d'abord par leur habitat : ce sont des plantes franchement lignicoles, et ensuite par leur stipe beaucoup moins différencié puisqu'on sait qu'il est à peu près entièrement recouvert par la décurrence exagérée des feuillets.

On maintiendra peut être dans le groupe du *Pl. ostreatus* le *Pl. Eryngii* bien que ses spores (au moins celles de la variété *nebrodensis* que nous récoltons chaque année dans les Alpes sur les pieds fauchés du *Laserpitium latifolium*) soient absolument blanches en masse.

Quant aux Pleurotes munis d'un voile annuliforme on n'est pas très fixé sur la place qu'ils doivent occuper parce qu'on ignore leur développement; pour nous il ne fait aucun doute qu'ils n'ont que peu d'affinités avec l'*Armillariella mellea* à côté duquel on les a mis; si réellement le *Pl. cornucopiæ* est angiocarpe, c'est à côté de ce dernier qu'il faudra les ranger après avoir toutefois vérifié la nature de leur voile annuliforme qui pourrait avoir l'origine que nous avons découverte à l'anneau de *Lentinus tigrinus*.

Enfin nous parlerons du *Pleurotus lignatilis* Fr. plante dont on ne sait que faire, aussi bien ici que dans le genre *Clitocybe* où on a essayé de l'introduire. Voici son anatomie :

« Spores (blanc pur en masse) courtement ellipsoïdes 4-5 × 2-3 μ contenant un noyau au sommet, avec membrane non amyloïde.

Basides remarquablement petites 18-20 × 4,5-5 μ non saillantes, tétrasporiques.

Pas de cystides; sur l'arête, des poils analogues à de jeunes basides, mais prolongés au sommet en un appendice piliforme grêle (2 μ).

Trame à hyphes grossières, très irrégulières, plus ou moins emmêlées, à parois épaissies.

Chair piléique emmêlée, à filaments irréguliers, courbés, onduleux (bouclés aux cloisons) à parois fortement épaissies, ce qui lui communique une ténacité remarquable. »

Cette espèce constitue un type à part, bien distinct de *Pl. ostreatus* par ses éléments hyméniens de très petite taille, ses spores courtes, non cylindracées, et macroscopiquement par ses lames adnées ou courtement uncinées, pas véritablement décurrentes et qui mériterait d'être séparé s'il n'était pour nous unique en son genre.

**Acanthocystis** Fayod.

Ce genre, distingué par Fayod comme section des *Pleurotus* est facile à reconnaître à son chapeau gélatineux dans sa partie supérieure.

Les espèces typiques présentent des cystides volumineuses et des spores ellipsoïdes de 5-6 × 3-4 μ. Ce sont de grandes plantes souvent subterrestres à chapeau dimidié dont les bords s'enroulent souvent en cornet. Exemples: *A. petaloïdes*, *A. geogenius*

L'*A. algidus* s'en rapproche beaucoup et présente des spores ellipsoïdes légèrement arquées de 7-9 × 4-5 μ et des cystides encore bien nettes sur les faces des lames, quoique plus petites.

Nous avons étudié d'une manière plus détaillée trois autres espèces : *Pleurotus applicatus* (au sens de Quélet) *Pl. applicatus* (au sens de Kauffmann) et *Pl. striatulus.*

Ces trois plantes ont un développement semblable ; elles sont résupinées au début comme *Lentinellus ursinus* que nous avons précédemment étudié.

*A. applicatus* (au sens de Quélet).

« Spores (blanches en masse) ellipsoïdes et fortement arquées, réniformes 9-11-(12) × 5-6 μ.

Cystides nulles sur les faces des lames ; sur l'arête on trouve des poils énormément encroûtés.

Chair piléique régulière dans sa partie inférieure, fortement

gélifiée dans sa partie supérieure qui est formée de filaments grêles (5-3 μ) flexueux,souples et rameux avec cloisons bouclées; dans toute cette couche visqueuse, mais surtout au voisinage de la partie de chair non gélifiée nous avons observé un grand nombre de concrétions cristallines.

Enfin à la surface, le revêtement non gélifié consiste en une mince croûte d'un brun noir hérissée de poils flexueux dressés (de 3-5 μ de diamètre), subincolores,souvent fasciculés et cristallifères. »

*A. applicatus* (au sens de Kauffmann) pourrait être considéré comme une forme noire de *A. striatulus.*

« Spores sphériques, 5-5,5-(6) μ apiculées, mais lisses avec membrane ne bleuissant pas par l'iode.

Basides 25-30 × 6-7 μ claviformes, non saillantes, tétrasporiques

Pas de cystides; sur l'arête, des poils stériles de forme variée dont plusieurs irrégulièrement basidiformes présentent des stérigmates en nombre indéterminé.

Chair gélifiée dans tout le champignon, assez régulière sur le dos des lames, formée au-dessus de filaments ténus (1,5-2 μ) dressés; elle se continue sans changements dans la trame des feuillets qui est régulière et ne se distingue pas du sous hyménium.

En dehors de l'hyménium les seuls endroits où les éléments ne sont pas gélifiés, sont :

*a*) le revêtement à hyphes grêles colorées en brun sale, à membrane souvent ponctuée, mêlées à d'autres irrégulièrement rameuses également brunâtres, mais plus petites et à membrane lisse; il est saupoudré de grosses masses cristallines;

*b*) la partie de la chair piléique qui, tapisse l'espace compris entre deux lames consécutives et qui présente des hyphes à paroi brunâtre et ferme. »

*A. striatulus Fr.* diffère surtout du précédent par le chapeau gris brun à peine striolé sillonné, poilu puis pruineux glabrescent.

« Spores sphériques 3,5-4 μ apiculées, lisses.

Basides 23-24 × 4-(5) μ à peine clavées, cylindracées, non saillantes.

Pas de cystides ; l'arête des lames entièrement couverte de nombreux cristaux.

Chair gélatineuse à hyphes incolores, cylindriques, grêles (2,5-3 μ) lâchement emmêlées ou emmêlées-dressées, bouclées ; la surface pubérulente étant couverte de nombreux cristaux. »

Nous avons fait l'étude cytologique de cette petite plante sur du matériel fixé au Flemming. Les coupes au microtome nous ont permis de voir que la trame des lames est lâche et subrégulière et très semblable à la chair piléique ; le sous hyménium enchevêtré rameux n'est assez net qu'à cause de sa densité relative.

Les hyphes sont binucléées dans toutes les parties du carpophore.

Dans l'hyménium on distingue très bien les jeunes basides à la coloration brunâtre que leur communique l'acide osmique ; on y voit le gros noyau de fusion très colorable entouré en haut et en bas par un cytoplasme dense et brunâtre qui ne présente de vacuoles qu'aux extrémités, supérieure et inférieure de la baside.

Nous étudierons très prochainement le développement complet de cette espèce afin de décider de l'origine externe ou interne de l'hyménium.

Bien qu'on ignore encore celui des *A. geogenius* et *petaloides*, il est à prévoir qu'on trouvera dans ce genre, à côté d'espèces cyphelloïdes, des espèces présentant au début un stipe central comme c'est le cas dans le genre *Lentinellus* que nous avons précédemment étudié. Le *Pleurotus longipes* de Boudier qui réunit le port d'un *Omphalia* avec les cystides de *Pl. petaloides* serait très intéressant à ce sujet mais on ignore jusqu'ici la structure de son chapeau.

**Pleurotellus** Fayod.

Les petites plantes qui constituent ce genre se distinguent

des précédentes par leur chair tendre et mince, homogène; elles ont tout l'aspect des *Dochmiopus* dont l'étude suit et que nous n'avons pas voulu en séparer malgré leur spore colorée. Nous étudierons ici deux espèces dont les déterminations sont naturellement flottantes; toutes deux présentent au début un stipe central qui ne tarde pas à s'oblitérer au fur et à mesure que la taille du chapeau augmente, et sont entièrement blanches.

*Pl. dictyorhizus.* D. C. (plante de 3-10 mm. venant à terre ou sur les pierres).

« Spores régulièrement ellipsoïdes (5,5)-6-7,5-(8) × (3,5)-4 μ avec un apicule minuscule un peu oblique, lisses ou presque et non amyloïdes.

Basides un peu claviformes 24-26 × 8 μ à base peu atténuée, tétrasporiques.

Pas de cystides; arête homomorphe fertile.

Trame des lames scissile, c'est-à-dire se fendant facilement en deux lorsqu'on en fait des coupes transversales ce qui s'explique par la présence d'un médiostrate très réduit formé d'hyphes étroites (3-4 μ) assez allongées alors que tout le reste de la trame confondu avec un sous hyménium subcelluleux est formé d'articles irréguliers, courts et grossiers, densément intriqués qui se redressent vers l'hyménium et sont parfois branchus.

Revêtement du chapeau formé de filaments grêles (3-5 μ) cloisonnés, sans boucles.

La chair piléique est souvent remplie de cristaux et vues à un faible grossissement les faces des lames, paraissent ponctuées de concrétions cristallines; signalons d'ailleurs qu'on trouve des exemplaires bourrés de cristaux alors que d'autres en sont dépourvus. »

*Pl. chioneus* Pers. (plante de 3-15 mm. trouvée en abondance sur débris variés de plantes, ramilles etc... et même sur plantes vivantes, ronce et lierre par exemple).

« Spores subfusoïdes, souvent un peu arquées en croissant 7,5-9-10 × 2,5-3-(3,2) μ lisses, non amyloïdes, un peu jaunâtres en masse.

Basides 22-27 × 6-7 μ., non ou à peine émergentes, tetrasporiques.

Arête hétéromorphe par des poils peu différenciés ; pas de cystides.

Trame subrégulière mais à hyphes très inégales et un peu irrégulières.

Sous hyménium mince, peu net, branchu subcelluleux.

Chair emmêlée, homogène, à revêtement peu différencié de filaments un peu plus grêles (3 μ ) ».

**Dochmiopus** Pat. (ex. parte.).

C'est notre Maître, M. Patouillard qui, en 1887, a créé le genre *Dochmiopus*. En 1900 dans son *Essai taxonomique* il en donne la définition suivante :

« Chapeau charnu a stipe excentrique, latéral ou nul; spores rosées, ovoïdes ou subgobuleuses, jamais anguleuses. Espèces épixyles, souvent résupinées.

Ce petit genre est exactement *Calathinus* à spores roses. »

Il cite, comme espèces les : *D. variabilis* Pers. *D. sphærosporus* Pat. *D. macrosporus* Pat.

Fayod (1889) a fondé le genre *Octojuga* qu'il caractérisait pas ses spores ornées de huit côtes longitudinales en prenant pour type le *Claudopus variabilis* Pers. Or l'espèce qu'on désigne communément sous ce nom a les spores finement ponctuées, mais sans côtes et le champignon étudié par Fayod et qui, d'après lui, correspond à une petite variété décrite par Karsten (*Mycologia fennica* pp. 112 et 113) est certainement une plante différente.

Il s'ensuit que Fayod, n'ayant pas étudié de vrais *Dochmiopus*, les caractères anatomiques de ce genre sont inconnus.

L'étude que nous avons faite de cinq espèces voisines de *D. variabilis* Pers, nous oblige à modifier légèrement les limites de ce genre.

D'abord nous remarquerons que toutes les formes observées par nous présentent au début un stipe central bien net qui ne s'obli-

tère que plus tard. Au reste l'existence de formes réellement résupinées n'est pas improbable et nous avons vu en étudiant le genre *Lentinellus* que deux espèces certainement très voisines peuvent présenter des développements opposés à ce point de vue.

La définition du genre spécifie « spores rosées »; or, si les spores en masse tirent assez nettement sur le rougeâtre chez *D. variabilis* où je les ai notées fauve terre cuite, il n'en est pas toujours ainsi et chez les autres formes on trouve les transitions du brun rouge ou chocolat clair au brun jaune; leur forme est aussi assez variable, cylindracées à ellipsoïdes et sphériques, ou encore fusoïdes ou en amande, la membrane en est rarement lisse mais présente tous les intermédiaires entre une surface presque unie et une surface épineuse.

Les basides sont courtes, légèrement atténuées en bas, non sensiblement saillantes et tétrasporiques. Il n'y a pas de cystides mais l'arête des feuillets présente des poils stériles peu différenciés.

Le revêtement du chapeau est peu spécialisé; on y remarque simplement une réduction du diamètre des hyphes qui s'entrelacent lâchement.

Dans une forme indéterminée, les hyphes cuticulaires, assez grosses, se redressent ou émettent un prolongement dressé en manière de poil.

La trame des lames ne présente rien de caractéristique; elle est peu régulière, surtout à la base et montre un sous hyménium mince rameux ou à hyphes courtes, subcelluleux, parfois peu distinct.

Voici la définition que nous proposons pour le genre *Dochmiopus* Pat. emend.

« Petites espèces charnues minces et tendres à stipe réduit et excentré ou oblitéré sur l'adulte. Spores brun rougeâtre à brun jaune en masse, pâle jaunâtre sous le microscope, à membrane mince souvent ponctuée, mais jamais auguleuses. Espèce épixyles souvent secondairement résupinées. »

Nous rangeons ici les *D. variabilis* Pers et *D. sphœrosporus*

Pat. ainsi que le *Crepidotus luteolus* Lambotte (1880) qui est vraisemblablement la même espèce que le *Cr. Parisoti* Pat.

Les deux autres formes, de nous connues, sont restées indéterminées.

Quant aux affinités, nous les verrions volontiers avec les petits *Pleurotus* comme *Pl. chioneus* Pers. *dictyorhizus* D. C. (genre *Pleurotellus* Fayod) qui ont même aspect, même développement et même structure. Chez *Pl. chioneus* Pers. les spores sont incolores sur les basides, mais prennent une teinte paille s. l. dès qu'elles sont collapses, ce qui facilite encore la transition.

### Tribu B. Marasmiés

Ici se placent les deux genres *Marasmius* et *Collybia* dont les limites ne sont pas tranchées, et dont le contenu est loin d'être homogène. Patouillard (101-2) en a séparé quelques types bien distincts que nous indiquons dans le tableau suivant :

- espèces sèches réviviscentes.
  - pellicule formée de longues hyphes épaissies criniformes. . . . . . . . . . . . . . *Crinipellis*
  - pellicule différente.
    - stipe greffé,corné sétacé, revêtement du chapeau très souvent muni de cellules ovoïdes dressées à paroi verruqueuse . . . . . . *Androsaceus*
    - stipe plus épais ou non corné . . . *Marasmius*
- espèces un peu charnues, du moins dans le chapeau, facilement putrescentes.
  - chapeau mou glutineux, spores volumineuses. . *Mucidula*
  - Spores petites ou moyennes. . . . . . . . *Collybia*

Nous n'étudierons ici que les genres *Androsaceus*, *Mucidula* et *Collybia*.

**Androsaceus** Pat.

Ce genre, fondé par Patouillard en 1887 est un démembrement du groupe des *Marasmius* caractérisé par sa « pellicule

formée de cellules ovoïdes, dressées à parois épaisses, portant vers leur partie supérieure des protubérances nombreuses, sans cavité, très allongées ou réduites à de simples tubercules obtus. » (Patouillard. *Essai taxonomique*, p. 139).

Fayod (52) dans sa révision des genres d'Agaricacés a dit textuellement : « Je ne puis pas admettre le genre *Androsaccus* tel que l'a établi Patouillard ».

L'étude anatomique que nous avons faite d'un certain nombre de formes nous a montré que pour que ce genre soit maintenu, et il le mérite à notre avis, il faut en modifier la compréhension.

On peut considérer comme espèces typiques les *A. rotula* et *graminum* dont le chapeau est ombiliqué et côtelé et qui présentent un stipe pénétrant bien distinct du chapeau. Leurs lames sont égales et se détachent du pied en collier.

Au point de vue anatomique ils présentent, surtout *A. graminum*, un revêtement piléique à cellules en brosse. Voici d'ailleurs les caractères que nous avons notés :

*A. rotula* Scop.

« Spore pruniforme acuminée 7-9-10 × 3,5-4 μ. obliquement atténuée en bas.

Basides cylindracées plutôt que claviformes 28 × 6 μ à 4 stérigmates, entremêlées de très nombreuses cellules fusoïdes, nettement coniques et presque pointues dans leur partie supérieure qui représentent sans doute des pseudoparaphyses de 26-30 × 4,5-5 μ.

Lames à section transversale triangulaire, donc très épaisses à la base où la trame est emmêlée. Sous hyménium bien marqué, aussi épais que l'hyménium, très distinct par la petite taille de ses éléments, branchu rameux. »

*A. graminum* Libert.

Il est bien probable que l'on confond sous ce nom deux formes affines dont l'une se distingue à son chapeau présentant une papille noirâtre dans l'ombilic, et à sa spore subcylindrique où longuement fusiforme 10-12 × 2,5-3 μ, et l'autre à son chapeau

dont l'ombilic est simplement ponctué à la loupe de fins flocons brun roux bistré, mais sans papille et à sa spore longuement pruniforme, obliquement atténuée vers la base mais assez large 9,5-10-12 × 4-4,2-5 μ.

Quoi qu'il en soit nous avons noté pour la forme à spore étroite :

« Basides claviformes, peu longues, renflées 22-30 × 9-10 μ tétrasporiques.

Trame d'hyphes cylindriques de 4-5 μ de diamètre, branchues et emmêlées, surtout vers la base des lames qui est épaissie. Sous hyménium non distinct » et pour la forte à spore plus large :

« Basides 24-28 × 6,5-7,5 μ tétrasporiques. »

On ne trouve pas de cellules fusoïdes saillantes sur les faces des lames comme nous l'avions observé chez *A. rotula.*

Le revêtement du chapeau est très typique et les protubérances de ses hyphes sont très distinctes par suite de leur coloration d'un roux orange.

A côté des *A. rotula* et *graminum* les auteurs rangent avec raison l'*A. Bulliardi* Q. que certains mycologues, Ricken en particulier, considèrent même comme une forme tératologique d'*A. rotula.*

Nous ne sommes pas loin d'adopter cette dernière opinion car nos deux récoltes de cette plante ne nous ont pas montré la moindre spore ; bien que les individus examinés aient été bien conformés extérieurement et adultes ils sont restés stériles (1). De plus nous ferons remarquer que le caractère du stipe ramifié n'est pas constant, la preuve : c'est que la première fois que nous avons vu cette plante nous n'avons pu la déterminer, car tous ses pieds étaient simples et l'espèce n'a pu être identifiée que par comparaison avec des exemplaires bien typiques par leur pied rameux que nous avons récoltés ultérieurement.

Nous décrivons cette plante peu connue :

« Chapeau (3-7 mm.) hémisphérique ou convexe, ombiliqué,

1. Pourtant Quélet doit avoir trouvé cette plante fertile puisqu'il dit « spores ovoïdes larmeuses : 10 μ. »

sillonné côtelé, crème jaunâtre, crème ocre très pâle avec un point ou une papille noire au centre.

Lames égales (au nombre de 13-14) blanches ou blanc crème, horizontales à collier tubuleux.

Stipe (2-3,5 cm. × 1/5-1/4 m.) fin comme une soie, à base nue, bistre bronzé, bistre noir (plus obscur en bas) glabre brillant et striolé (produisant parfois des rameaux latéraux, dont chacun se termine par un jeune chapeau). Ni spores, ni basides mais l'hyménium semblable à celui de *A. rotula* renferme des cellules stériles clavées fusoïdes et saillantes, en grand nombre.

Revêtement du chapeau formé d'hyphes arrondies de 14-18 μ de diamètre, hérissées de nombreuses petites baguettes jaunâtres.

Trouvé au Bois de Vincennes puis à Fontainebleau sur feuilles mortes de chêne. »

Déjà chez *A. epiphyllus* Fr. la structure est moins typique; la pellicule du chapeau est formée de cellules incolores à parois épaisses mais lisses, mêlées à de nombreux poils saillants; les éléments hyméniens claviformes sont nettement atténués pédiculés en bas 30-33 × 6,5-7,5 μ; les basides portent 4 spores très régulièrement elliptiques subfusoïdes de 11 × 3,8-4 μ; enfin on trouve des cystides étroitement fusoïdes à parois subminces de 40-65 × 7-8 μ ; le stipe est couvert de poils coiffés d'un encroûtement capituliforme.

Nous connaissons encore une plante bien voisine de *A. epiphylloïdes* Rea. sinon identique, dont les cellules de cuticule piléique sont parfaitement lisses; elle se distingue de *A. epiphyllus* par son pied tout à fait glabre; les éléments hyméniens claviformes renflés mesurent 27-30 × 10 μ ; les basides portent 4 spores fusiformes de 14 × 5-5,5 μ, lisses et on trouve des cystides fusiformes subcapitées à parois minces.

Nous pensons rapprocher de *A. epiphyllus* dont les lames sont subpliciformes, le *Marasmius Menieri* Boud où l'hymérium est lisse ou simplement ondulé; c'est une plante minuscule qui présente sur le stipe des poils capités très semblables à ceux d'*A. epiphyllus* et dont le chapeau est ponctué de brun à la loupe

par des cellules en massue de 20-30 × 10-15 μ, fauves et à parois lisses ; c'est une forme de passage vers le genre *Sliepperia* Berk dont le pied est excentrique et la face hyménienne lisse et dont nous n'avons pas de représentants connus chez nous.

Mais, en dehors de ces espèces typiques par leur revêtement piléique à cellules dressées, il en est un certain nombre qui en semblent inséparables à cause de leur stipe fin et corné greffé sur le support, mais dont le chapeau n'a pas la même structure. Nous voulons parler des *A. androsaceus* et *splachnoides*. Cette dernière plante a même été rangée par Patouillard dans les vrais *Marasmius* avec la mention : « chapeau sans pellicule ».

Il est vrai que les deux espèces dont il s'agit se distinguent déjà bien des autres *Androsaceus* par leurs caractères macroscopiques. Nous signalerons en particulier le chapeau non ombiliqué, non côtelé, mais simplement ridé, sillonné aux bords, et les lames nettement inégales (on y compte de 1 à 3 lamellules entre deux grandes lames consécutives).

Mais elles s'en écartent aussi par leur structure, puisque la pellicule du chapeau ne présente pas les cellules ovoïdes dressées caractéristiques. Chez *A. androsaceus*. Linn. elle consiste en hyphes de formes variées à membrane colorée en brun fauve par des plaques ou des incrustations. Ces hyphes qui reposent sur un lacis d'éléments grêles (4 μ) de la chair sont recouvertes par une mince couche anhiste, incolore et granuleuse (comme gélifiée).

Chez *A. splachnoides* Horn. le revêtement du chapeau est formé d'articles courts, branchus à contour variable, ± rembrunis par place, crénelés ailleurs par des épaississements irréguliers.

Par contre, chez ces deux plantes, les spores et les cellules hyméniales clavées, fusoïdes dans leur partie supérieure, rappellent beaucoup ce que nous avons noté pour *A. rotula*.

Patouillard (*Essai taxonomique*, p. 141) a encore rangé dans son genre *Androsaceus* les *A. calopus* (Fr.) et *A. polyadelphus* (Lasch.).

La première espèce nous paraît mieux placée au voisinage de *Marasmius globularis*; elle n'a aucunement le port des *Androsaceus* malgré sa pellicule piléique à cellules aiguillonnées.

La seconde restera avantageusement avec les *Mycena*. Nous avons vu en effet en étudiant ce dernier genre, combien y sont fréquentes les hyphes hérissées en brosse. Comme le stipe de l'*Ag. polyadelphus* n'a rien de corné, cette plante n'a aucune raison de rester ici, sans quoi il faudrait placer avec elle *Mycena tenerrima* et bien d'autres qui n'ont avec les *Marasmes* que des rapports jusqu'ici douteux.

**Mucidula** Pat.

C'est notre vénéré Maître. M. Patouillard qui a fondé ce genre en 1887. Fayod (52) prétendit avoir déjà reconnu ce genre en 1882 et l'avoir nommé *Myxoderma*. Il est très difficile de savoir sur quelle espèce, il avait créé son genre auquel il attribue en effet une trame bilatérale. Nous avions pensé qu'il s'agissait peut-être du *Lepiota illinita* Fr. que nous avons rangé dans les *Myxoderma* — mais le qualificatif de « spores grandes » ne peut en aucune façon s'appliquer à une plante dont les spores mesurent 5-6 × 4-4,2 µ.

Il est bien regrettable que Fayod ne donne pas leur mesure car dans la définition de son genre il dit « voile général fort épais, mucilagineux, revêtant sous forme de cuticule visqueuse, le pileus et le stipe jusqu'aux deux tiers de sa hauteur » phrase qui s'applique exactement à *Lepiota illinita*, mais qui ne saurait convenir à *Mucidula mucida* dont le stipe est sec.

Comme la trame est emmêlée et non bilatérale chez *Mucidula mucida*, il nous paraît évident que Fayod a fait une confusion d'espèces. Son *Armillaria mucida* (*forma illinita* Secret) est une plante du genre *Limacella* de R. Maire et non un *Mucidula*. (1) Nous sommes donc autorisé à supprimer le nom de *Limacella* et à le remplacer par celui de *Myxoderma*. Nous

1. Voyez ce que nous disons à propos du genre *Myxoderma*.

avons étudié les caractères anatomiques de *Mucidula mucida* sur des exemplaires récoltés à Fontainebleau.

La trame des lames est lâche et formée d'hyphes très longues et très grosses (30 μ de diamètre), cylindriques, emmêlées.

Le sous hyménium est distinctement rameux à hyphes cylindracées branchues de 5-6 μ de diamètre.

Les basides mesurent 80-85-92 × 15-19 μ et portent 4 spores arrondies de 18-19 μ.

Les cystides niées par la plupart des auteurs (1) sont longuement ellipsoïdes ou fusoïdes de 35 μ de diamètre, et très saillantes. Leurs parois sont minces quoique fermes et leur contenu montre une énorme vacuole qui en occupe presque tout le volume et dans la calotte cytoplasmique apicale, quelques petites vacuoles.

Le revêtement du chapeau est hyméniforme.

Dans une communication écrite à la Société mycologique de France notre ami J. Boursier a montré que le *Collybia radicata* Relh. présente les caractères essentiels de *Mucidula mucida* et doit par conséquent en être rapproché dans le même genre.

Voici d'ailleurs les caractères anatomiques de *Mucidula radicata* (Relh) Bours. d'après nos observations :

« Trame des lames lâche et emmêlée formée d'hyphes grossières atteignant 20-25 μ de diamètre.

Basides de 70-75 × 13 μ cylindracées (ni ventrues, ni claviformes) portant 4 spores pruniformes de 12-13,5 × 9,5-11 μ.

Cystides faciales, à partie saillante subcylindracée avec le sommet très obtus, subtronqué et la base atténuée pédiculée; les dimensions de la partie émergente sont 55 × 30-32 μ et la longueur totale atteint 180 μ.

Revêtement du chapeau formé de grandes cellules claviformes pédiculées, dressées. »

En résumé les caractères anatomiques du genre *Mucidula*

1. Dans son étude sur le développement de cette espèce, Fischer (53) a incidemment mentionné des cystides.

Pat (non Fayod !) sont : la trame des lames lâchement emmêlée et le revêtement hyméniforme du chapeau.

Nous n'insisterons pas sur les autres caractères qui sont suffisamment indiqués dans la description de Patouillard.

J. Boursier a fait rentrer dans le genre *Mucidula* l'*Ag. longipes* Bull. que les auteurs rangent, les uns dans les *Collybia*, les autres dans les *Marasmius*. Nous réservons encore notre opinion sur ce sujet remarquant simplement que les genres *Collybia* et *Marasmius* étant de vrais « dépotoirs » où l'on a placé toutes sortes d'espèces, ce n'est pas une solution que d'y laisser l'*Ag. longipes* Bull.

C'est une plante qui ressemble beaucoup comme port à *Mucidula radicata*, mais à chair sèche, difficilement putrescente et à chapeau velouté non visqueux. Voici ses caractères anatomiques.

« Trame des lames lâchement emmêlée, formée d'hyphes de deux sortes : les unes de 10-14 μ de diamètre et les autres beaucoup plus grêles (3-4 μ).

Sous hyménium formé d'hyphes courtes cylindracées ou un peu en haltères de 5-6 μ de diamètre.

Basides longuement claviformes de 50-63 × 10-11 μ portant 4 spores subglobuleuses de 10 μ.

Cystides sur les faces des lames longuement fusoïdes, de 200 × 25 μ à parois épaissies, sauf à la base où se trouve un pédicule grêle, enfoncé dans le sous hyménium, avec le sommet encroûté. (On dirait des cystides d'*Inocybe*).

Revêtement du chapeau hyméniforme à cellules épaissies avec des poils très longs (jusqu'à 300 μ), acuminés, à parois très épaissies et jaune brun. Ces poils fauves se retrouvent identiques sur toute la longueur du stipe.

Ce dernier présente une écorce très nette d'hyphes jaune brun, épaissies et soudées les unes aux autres. »

Nos tentatives de recherches de primordiums sont restées à peu près vaines. Nous avons pourtant fixé au Regaud un échantillon jeune (environ 3 cm. de long) de *Mucidula radicata* et nous avons trouvé quelques faits intéressants.

Sur les coupes longitudinales du stipe, il est de toute évidence que celui-ci se compose de deux sortes d'hyphes; les unes grosses et ne fixant pas du tout l'hématoxyline alors que les autres, plus étroites, se colorent en noir, toutes deux alignées longitudinalement, parallèlement à l'axe du stipe (voy. pl. III).

Les gros éléments sont des cylindres de 10 μ de diamètre. Ils présentent de distance en distance, des cloisons transversales pourvues chacune de la callosité médiane bien connue; leur membrane,très mince se colore par le vert lumière et ils paraissent entièrement vides de cytoplasme; comme on n'y voit pas non plus de noyaux on s'explique que l'hématoxyline ait fort peu d'affinité pour eux. Il serait intéressant de voir comment se comporteront ces articles en apparence morts lors de l'allongement du stipe qui doit encore être considérable, puisque sur l'adulte ce dernier atteint au minimum une longueur de 10 à 20 cm. Faute de matériel, nous ne pouvons, pour le moment, résoudre cette question.

Les éléments qui se colorent fortement par l'hématoxyline sont de dimensions assez variables. Leur diamètre oscille entre 4 et 8 μ. Ils sont en grande partie longitudinaux et se faufilent en grand nombre entre les articles vides. Ils sont bien moins réguliers que ceux-ci et émettent des rameaux latéraux assez nombreux dirigés en tous sens; on y trouve des cloisons transversales bouclées. Le contenu est toujours riche en cytoplasme bien que celui-ci soit creusé de vacuoles nombreuses qui lui donnent un aspect largement réticulé. Dans les vacuoles on aperçoit çà et là des cristalloïdes basophiles et dans le cytoplasme pariétal, tout contre la membrane de l'hyphe, on voit des bâtonnets ou des filaments très grêles retenant l'hématoxyline; leur longueur est variable (quelques-uns sont si courts qu'on ne voit qu'une ponctuation noire), mais ils sont toujours alignés longitudinalement suivant l'axe de l'hyphe qui les contient, probablement à cause des mouvements qui animent le protoplasme vivant.

Il est bien difficile de se prononcer sur la nature de ces fila-

ments, aussi bien que sur leur origine. Bornons nous simplement à dire qu'on en observe de semblables chez d'autres champignons, les Saprolégniées par exemple.

Vers la surface du stipe, la structure paraît plus dense, mais aussi peu régulière à cause de la présence presque exclusive des hyphes riches en cytoplasme, les grands éléments vides ayant disparu. Enfin au-dessus de cette écorce on trouve une ébauche de cuticule formée d'articles renflés, souvent claviformes, mais jamais régulièrement dressés en revêtement hyméniforme comme le sont ceux de la superficie du chapeau.

Les coupes tangentielles dans le chapeau montrent que les feuillets doivent se former par un plissement progressif de l'hyménophore. Au stade étudié ils sont encore largement arrondis, obtus sur la tranche. L'hyménium qui les recouvre est formé de cellules vides à membranes minces et faciles à froisser, et se trouve traversé par endroits par des hyphes cylindracees ou claviformes à cytoplasme abondant, bien que vacuolaire, qui représentent sans doute les jeunes basides. Nous n'avons pas vu de cystides.

Il serait intéressant de rechercher la structure si accusée que nous venons de décrire dans le stipe de *Mucidula radicata* chez les autres espèces du genre et en particulier chez *Collybia longipes* qui est encore douteux pour le genre *Mucidula*.

## Collybia.

Nous n'étudierons ici que *C. tenacella* Pers (= *clavus* Q. *non alior*).

Cette espèce qui s'insère par la base de son stipe allongée radicante sur les cônes des pins, abonde pendant les mois d'avril et de mai au Bois de Vincennes; elle se présente sous deux formes que nous distinguons de la manière suivante :

*Première forme* : Cystides fusoïdes pointues (fig. 22 A) Spores cylindriques, un peu arquées 5,8-6 × 2-2,2 μ.

*Deuxième forme* : Cystides à sommet largement arrondi, coiffées d'un encroûtement formé de granulations disposées d'une

manière rayonnante (fig. 22 B) Spores plus larges, plus elliptiques, non arquées 6-7 × 3-3,8 — (4) μ

Nous n'avons étudié que la première forme et le manque de spécimens assez jeunes nous empêche de décrire son développement d'une manière complète.

Notre plus jeune exemplaire a un chapeau très petit (3/4 mm.) par rapport au stipe qui mesure 10 mm. de long. Le chapeau, fortement incurvé sur les bords est formé d'hyphes densément emmêlées; son revêtement consiste en poils dressés cylindro-clavés de 2-3 μ de diamètre, riches en cytoplasme et binucléés.

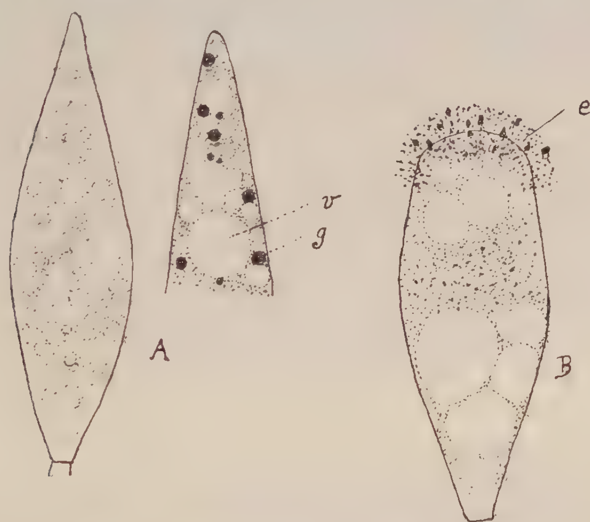



**Fig. 22. — *Collybia tenacella* Pers. (Cystides)**

A. Première forme :

La figure de droite montre des globules gras *g*, colorés vitalement par le bleu d'indophénol au sommet d'une cystide ; *v* : vacuoles.

B. Deuxième forme :

*e* : encroûtement formé de granulations non cristallines disposées d'une manière rayonnante.

L'hyménium forme une surface lisse à structure très compacte d'hyphes ténues (1 μ) filiformes, encore bien peu distinctes des subhyméniales. Le stipe, sensiblement cylindrique et aussi epais que le diamètre piléique, présente les hyphes les plus grosses de tout le champignon; celles du centre ont 10 μ de diamètre; vers

la surface elles sont plus étroites et plus riches en plasma; toutes sont multinucléées.

Tout le carpophore, mais surtout le stipe, est couvert de poils contenant de nombreux noyaux; ces poils se trouvent souvent également dans l'hyménium : ce sont les cystides dont l'antériorité par rapport aux basides est bien connue; à la base du stipe ils s'allongent pour former les rhizoïdes par lesquels le champignon adhère aux particules de l'humus.

Si l'on étudie la structure de la fausse racine à un stade plus avancé, on voit que c'est un simple prolongement souterrain du stipe, formé de grosses hyphes (10-15 $\mu$ de diamètre) cylindriques et bien régulièrement alignées, à membrane incolore, qui poussent de très nombreux diverticules latéraux très fins, eux-mêmes ramifiés et irrégulièrement intriqués; les hyphes deviennent plus étroites et jaunâtres dans la région corticale, les superficielles se redressant en petits poils irréguliers.

Les rhizoïdes sont constitués par des prolongements latéraux des grosses hyphes subcorticales et par cette origine profonde ils correspondent bien aux cystides des lamelles auxquelles ils passent d'ailleurs par tous les intermédiaires; on en trouve, en effet, de courts (45 $\mu$), riches en cytoplasme et pourvus d'un encroûtement capituliforme; mais en général ils sont très longs (jusqu'à 2 mm.) pourtant jamais cloisonnés; un peu renflés à la base, ils s'atténuent plus haut où leur diamètre moyen est de 7-10 $\mu$ et se terminent en doigt de gant; leur paroi est épaissie et colorée en jaune brun clair, le cytoplasme y est rare. On voit que les rizoïdes de *Collybia tenacella* sont bien différents de ceux que l'on rencontre chez la plupart des agarics. Ici ce sont des poils simples, d'origine profonde, équivalents des cystides. Au contraire chez *Mycena vitilis*, *filipes* etc... *Omphalia Swartzii* etc... les filaments qui herissent la base du stipe sont des faisceaux d'hyphes cloisonnées, grêles, fasciculées cohérentes, d'origine superficielle.

Les cystides des lamelles de l'adulte sont fusiformes (55-70 $\times$ 11 18 $\mu$) avec le sommet atténué en pointe; les parois sont minces

quoique fermes; le cytoplasme creusé de vacuoles rondes, nombreuses et de petite taille contient des granules ou gouttelettes trés réfringents, de grosseur variable et colorables en bleu violet par le bleu d'indophénol naissant (fig. 22); ils sont donc de nature grasse. Les noyaux nombreux ne sont visibles que sur le matériel fixé et coloré; ils sont de petite taille avec un nucléole bien marqué.

Il est fort probable qu'à l'origine les cystides sont binucléées mais bien que les échantillons étudiés aient été très jeunes, nous les avons toujours vues multinucléées. Quoi qu'il en soit, cette condition multinucléée des cystides est encore une exception particulière jusqu'ici à *Collybia tenacella*, car les observations des auteurs et les nôtres propres laissaient penser que les cystides, tant chez les Agarics que chez les Bolets ne contenaient jamais que deux noyaux. (voy. pl. III).

## IV. — *SÉRIE DES TRICHOLOMES*

Dans cette série très vaste, l'étude du développement amènera des changements considérables dans le groupement actuel ; certaines formes sont gymnocarpes ainsi que nous allons le montrer tout à l'heure, alors que d'autres sont très nettement angiocarpes.

Provisoirement, nous donnerons le tableau synoptique suivant, indiquant les caractères distinctifs des genres.

Spores verruqueuses bleuissant par les réactifs iodés
- Espèces hygrophanes à chair généralement molle. . . . . . . . . . . . . . . . . . *Melanoleuca.*
- Grandes espèces opaques à chair épaisse compacte ou tenace. . . . . . . . . . . *Leucopaxillus*

Spores lisses ou non amyloïdes.
- Stipe annulé :
  - — — lames décurrentes. . . . . . *Armillariella*
  - — — lames échancrées . . . . . . . *Armillaria*
- Stipe sans anneau

Spores rosées en masse, légèrement spinuleuses
Lames séparables du chapeau. . . . *Rhodopaxillus*
Spores blanches
- épineuses
  - spore grande; lames épaisses, espacées rose-violet . . . . . . . . . . *Laccaria*
  - spore très petite; lames serrées décurrentes . . . . . . . . . . . . . *Lepista*
- lisses
  - lames décurrentes . . . . . . . *Clitocybe*
  - lames non décurrentes, souvent échancrées autour du stipe . . . . . . *Tricholoma*

Dans ce qui suit nous étudierons seulement les genres *Melanoleuca*, *Leucopaxillus*, *Armillariella*, *Rhodopaxillus*, *Tricholoma*.

## **Melanoleuca** Pat. (1)

Patouillard (101) a séparé des *Tricholoma* les espèces à spores aspérulées sous le nom de *Melaleuca*. Le même nom ayant déjà été donné par Linné à un genre de Myrtacées, il l'a légèrement modifié en écrivant *Melanoleuca* (102).

Fayod (52) a admis ce genre en y faisant rentrer, non seulement le *Tricholoma melaleucum* Fr. que Patouillard avait pris comme type, mais aussi les espèces affines au *Tricholoma nudum* Fr. dont R. Maire (91) a fait un groupe *Rhodopaxillus*.

La spore de *Tricholoma nudum* est en effet échinulée, mais bien moins nettement que celle de *Tricholoma melaleucum*. De plus chez cette dernière plante, les verrues sporiques prennent une teinte d'un bleu noir sous l'action du réactif iodé de Melzer, comme c'est le cas chez les *Russula*, alors que chez les *Rhodopaxillus* elles ne sont pas amyloïdes.

Le genre *Leucopaxillus* Bours, dont la spore ressemble beau-

1. Les auteurs américains ont pris *Melanoleuca* dans un sens différent de celui de Patouillard, réunissant dans cette section à côté du type *melaleucum* des espèces aussi disparates que *nudum* et *acerbum* par exemple.

coup à celle des vrais *Melanoleuca* s'en distingue bien macroscopiquement par les caractères de sa chair.

Nous avons étudié anatomiquement une douzaine de vrais *Melanoleuca.*

Nous n'avons guère à ajouter à ce que noús venons de dire des spores, sinon que l'observation que nous en avons faite sur *M. grammopodium* Bull. et *M. cognatum* nous a montré qu'il existe sur la surface dorsale de la spore, immédiatement au-dessus du hile, une plage arrondie parfaitement lisse analogue à celle que nous avons signalée d'autre part chez les *Galera bryophiles.*

Leur contenu semble uninucléé d'après l'examen vital sur *M. cognatum* et *M. cnista* Bres. Les basides sont constamment tétrasporiques, assez trapues (3,5 à 4 fois plus longues que larges en général).

Les cystides typiques sont bien connues; nous nous bornerons à remarquer que leur paroi généralement mince, peut être légèrement épaissie dans la moitié supérieure dans quelques cas; leur contenu présente chez *M. cognatum* où nous l'avons observé sur le vivant un cytoplasme vacuolaire dans lequel sont disséminées de nombreuses granulations de taille variée, dont quelques unes, plus grosses, se présentent sous forme de boules réfringentes (sans doute de nature grasse comme celles que nous avons pu colorer vitalement par le bleu d'indophénol naissant chez le *Collybia tenacella.*)

Ces cystides ne constituent pas un caractère constant du genre; elles manquent assez souvent d'après nos observations, même sur l'arête des feuillets qui est dans ce cas entièrement fertile. Nous ne pensons même pas qu'elles aient une bien grande valeur dans la définition des formes multiples qui gravitent autour du type *melaleucum*; nous appuyons notre opinion sur deux faits entre autres :

1° Nous avons récolté dans les forêts d'épicéas une plante absolument conforme au type *melaleucum* à tous points de vue, mais acystidiée.

2° Les *M. cnista* Bres. que nous avons trouvés à Fontainebleau présentaient des cystides faciales de grande taille (70 × 14 μ) et sur l'arête des lames de nombreuses cystides de grande taille analogues à celles des faces.

Mais les *M. cnista* Bres. que nous avons rapportés des hauts pâturages des Alpes (vers 1800 mètres d'altitude) ne présentaient aucune cystide faciale et sur l'arête « à peine quelques vagues cystides très grêles » bien que par ailleurs ils soient inséparables de ceux de Fontainebleau.

La trame des lames est régulière ou à peu près; assez souvent pourtant elle s'emmêle un peu au médiostrate qui est composé d'hyphes plutôt courtes, ne restant régulière que vers les bords.

Sous-hyménium très mince celluleux ou cellulo-rameux à hyphes courtes.

Quant au revêtement du chapeau il est peu différencié; on y remarque seulement une réduction du calibre des filaments qui sont emmêlés en tous sens. A notre avis l'aspect macroscopique dû à cette structure, qui se traduit par l'absence de fibrilles radiaires sur le pileus, est assez caractéristique du genre *Melanoleuca.*

Fayod a encore rangé dans ce genre les *Tricholoma fumosum* Pers. et *cuneifolium* Fr. Pour ce qui est de la première espèce sur laquelle les auteurs ne sont guère d'accord, nous dirons qu'on admet généralement sous ce nom une espèce noircissante qui n'a rien à voir ici. En ce qui concerne la seconde que L. Maire (89), a également placée au voisinage des *Melanoleuca* nous dirons que la plante que nous connaissons et qui est très conforme aux descriptions de Quélet (109) et de Ricken (111) a une structure toute différente. Voici ses caractères :

« Chapeau (2,5-3 cm.) convexe plan ou étalé, gris brun, finement ruguleux ridé mat et glabre Chair mince fragile avec odeur de farine. Lames subespacées (30-35 grandes lames. 3 lamellules) blanchâtres, à peine grisonnantes, ventrues, faiblement adnées, veinées.

Stipe (3-4 cm. × 4-6 mm.) souvent un peu atténué en haut,

blanc gris, fibrillorugueux subpelucheux, fibrocharnu, cassant, médullé subplein, non pruineux en haut.

Spore courtement pruniforme ou presque obovale 6-7-8 × 4-5-5,2 μ à membrane lisse (1), uninucléée, (ne bleuissant pas par l'iode).

Basides claviformes 30-35 × 6 μ à 2-3-4 stérigmates.

Trame régulière à hyphes de 13-20 μ de diamètre au médiostrate plus grêles vers le subhyménium qui est mince et formé de petits éléments branchus rameux.

Revêtement piléique celluleux, à grosses vésicules (56- × 25 par exemple), les unes sessiles, les autres étirées à la base en un pédoncule ± net, colorées en brun sale par des plaques incrustant leur membrane.

Dans les prés et les pelouses (Savoie; Environs de Paris) Septembre-Octobre.

Quoiqu'on en ait dit cette petite espèce a plutôt l'aspect d'un nain du groupe de *Tricholoma terreum* que d'un *Collybia*; l'aspect du revêtement piléique qui rappelle tout à fait celui de *Pluteus nanus*, seul l'en distingue; mais l'expérience acquise par l'étude des autres genres d'Agaricinés montre que la structure de la pellicule (qui n'est vraisemblablement que le voile général ici adné) n'a qu'une valeur systématique secondaire.

## **Leucopaxillus** Bours.

C'est en etudiant l'herbier de notre excellent ami J. Boursier que nous avons été amené dès 1924 à reconnaître ce genre à ses spores verruqueuses bleuissant par l'iode. Comme à l'époque nous n'avions jamais vu sur le vivant les deux plantes qu'il renferme nous avons laissé à notre ami, qui les connaissait fort bien, le soin de rédiger une note sur ce nouveau genre (2).

1. Quélet (109) décrit la spore comme « finement aculéolée » mais tous les mycologues savent que les moyens d'investigation de ce maître de la mycologie française étaient si restreints qu'on ne peut attacher aucune valeur aux caractères de l'ornementation des spores, décrits par lui.

2. Note parue tout récemment dans le *Bulletin de la Société mycologique de France*, 1925, t. XLI, 3e fascicule.

Depuis nous avons eu l'occasion d'étudier sur un grand nombre d'exemplaires les *L. paradoxus* et *tricolor* (*pseudoacerbus*) et nous consignons ci-dessous nos résultats.

*Définition du genre Leucopaxillus* Bours. — Grandes espèces à chair épaisse ferme compacte tenace avec les spores blanches en masse, ellipsoïdes à membrane verruqueuse grénelée, bleuissant par les réactifs iodés.

*Etude des espèces.*

1° *Leucopaxillus paradoxus* (C. et D.) Bours. — Cette plante a été décrite d'une manière si brève,par Costantin et Dufour dans le premier supplément de leur *Nouvelle flore*, que sans le croquis qui accompagne la diagnose, il serait bien difficile de la reconnaître. En voici une description :

« Chapeau (5)-6-7-10 cm.) convexe avec la marge d'abord incurvée et subglabre, costulée ou non, puis étalé discoïde, plan ou à peine déprimé avec les bords convexes, blanc crème à crème ocre, toujours très pâle, à surface finement aréolée floconneuse mouchetée ou lisse, mais mate et sans trace de fibrilles radiaires.

Chair blanche, compacte, un peu tenace à odeur forte de bois vert, ou aigre, assez désagréable, à saveur désagréable acidule vireuse laissant un arrière goût alliacé.

Lames peu serrées (35 à 50 grandes lames avec 7 lamellules) blanc de lait, descendant $\pm$ sur le pied (parfois très peu) ordinairement prolongées par un filet décurrent qui s'anastomose souvent avec les voisins (hormis ces anastomoses les lames ne nous ont pas paru fourchues.)

Stipe (2,5)-5-(8) cm. × 7-22 mm. égal ou un peu bulbeux, blanc, peluché ou très souvent chiné comme celui des *Amanitopsis*, plein, ferme et tenace.

Spores blanc pur en masse.

s. l. pruniformes, 7 × 4,5 μ grénelées.

Basides 40 × 7,5 μ émergentes, tétrasporiques.

Trame des lames très dense mais à peu près régulière, à hyphes cylindracées, bouclées. Ces hyphes de 7-8 μ, au centre du

feuillet, se rétrécissent vers le sous hyménium qui est mince, peu séparé, et densément enchevêtré rameux.

La chair du chapeau est formée de longs filaments cylindriques de 7-10 μ de diamètre, bouclés. Vers la surface ils se rétrécissent jusqu'à 4 μ et émettent quelques diverticules en forme de poils dressés. »

Cette plante croît en cercles dans la forêt de Fontainebleau, mais est peu abondante. Elle a éte rangée par ses créateurs dans le genre *Clitocybe* uniquement à cause de ses lames décurrentes; elle en est tout à fait distincte par sa spore. La membrane des spores des *Clitocybe* échinosporés (comme *Lepista* Pat. et *Laccaria* Berk et Br.) ne bleuit pas par les réactif iodés,

A notre avis c'est la même plante qui a été décrite en Amérique par Peck comme nouvelle sous le nom de *Clitocybe piceina* (1) et dont Kauffman a donné une très bonne diagnose. Ce dernier auteur dit en particulier « *It is easily known by the peculiar gills and the narrow ridges at the apex of the stem* (2)». Il insiste sur ce caractère dans sa description « *Gills... decurrent especially by lines or ridges running down the stem and anastomosing* (3). »

Le seul point de doute est que la spore n'est pas indiquée verruqueuse, mais ce peut être à cause d'un objectif insuffisant. D'ailleurs Costantin et Dufour n'ont pas du tout parlé des spores et sans coloration, avec un objectif à sec on pourrait peut-être les trouver lisses.

Comme la deuxième édition de la *Nouvelle flore* de Costantin et Dufour date de 1895 (4) le nom spécifique *piceinus* doit tomber dans la synonymie et la plante ci-dessus étudiée doit prendre le nom de *Leucopaxillus paradoxus* (C. et D.) Bours.

2° *Leucopaxillus tricolor* (Peck) Kühner. — Comme la précé-

1. Cf. *Bull. Torr. Bot. Club*. Vol 31, p. 178, 1904 (cité d'après G. H. Kauffman).

2. C.-à-d. « Il est facilement reconnaissable à ses lames particulières et aux côtes étroites du sommet du stipe».

3. C.-à-d «lames... décurrentes, spécialement par des lignes ou côtes descendant et s'anastomosant sur le stipe ».

4. Nous sommes très reconnaissants à MM. Costantin et Dufour d'avoir bien voulu nous renseigner sur la date de publication de leurs espèces.

dente cette plante a été très succintement décrite par Costantin et Dufour sous le nom de *Tricholoma pseudoacerbum* C. et D. (Cf. *Nouvelle flore.* 1er supplément).

Les auteurs n'ont pas mentionné les caractères des spores, pas plus d'ailleurs que S. Buchet et H. Colin (Cf. *Bull. soc. myc.* 1913 p. 162) qui ont dressé un tableau de comparaison des caractères distinctifs de *Tricholoma acerbum* Bull. et de *Trïcholoma pseudoacerbum* Cost et Duf. On trouvera au reste quelques notes intéressantes sur les caractères chimiques dans ce dernier travail.

Nous redécrirons l'espèce dont il s'agit de la manière suivante :

« Chapeau (13-16 cm.) fortement convexe à marge $\pm$ costulée, ne s'étalant que tard ; cuir clair, alutacé incarnat clair sur le disque qui est ponctué méchulleux ou aranéeux et parfois aréolé tigré, avec la marge plus pâle, crème à crème sulfurin pâle et tomenteuse.

Chair épaisse, blanche, compacte. Odeur peu agréable, vireuse herbacée, ou de bois vert. Saveur douceâtre un peu sucrée.

Lames serrées et nombreuses (par exemple 120 grandes lames avec 5 lamellules intermédiaires) nettement jaunes, crème sulfurin, non décurrentes, mais aussi pas nettement sinuées.

Stipe 4 × 2 cm. renflé en bas en un bulbe de 28-36 mm. de diamètre, parfois submarginé, blanc ou crème (la base quelquefois sulfurine) plein d'une chair blanche.

Spores blanches en masse (d'après Boursier).

ellipsoïdes 7,5 × 4,5-5 μ verruqueuses.

Basides claviformes 48 × 9-10 μ tétrastérigmiques.

Trame dense mais assez régulière, à hyphes de 6-8 μ de diamètre.

Sous hyménium peu distinct de la trame, rameux, à hyphes plus étroites.

Chair piléique d'hyphes bouclées, de 6-12 μ de diamètre, très emmêlées. »

Trouvée fréquemment à Fontainebleau et à Bois-le-Roi cette plante a été rangée dans les *Tricholoma* à cause de son port. Mais elle s'en distingue bien par ses spores. Les seuls Tri-

cholomes à spores grénelées et amyloïdes que nous connaissions sont les *Melanoleuca* Pat.; espèces molles imbues à chair mince qui n'ont aucun rapport de ressemblance extérieure avec notre plante.

Les affinités de celle-ci avec *L. paradoxus* ne font pour nous aucun doute. Les principales divergences résident surtout dans la couleur des feuillets et dans leur insertion au stipe, caractères qui ne dépassent pas la valeur spécifique.

Peck (1) a décrit une nouvelle espèce américaine qui paraît s'en rapprocher. C'est *Tricholoma tricolor* Peck. La principale différence semble être la taille plus petite (Chapeau de 5 à 10 cm. de diamètre, mais pourtant stipe de 5-7 × 1-2 cm.).

Comme pour *Clitocybe piceina* Peck, les spores ne sont pas indiquées verruqueuses, mais un caractère qui tend pour nous à synonymiser l'espèce américaine avec la nôtre, est le comportement du champignon en herbier. La plante récoltée par J. Boursier est devenue en herbier violacée ou brun pourpre sur les lames (l'aspect se rapproche de celui des échantillons secs de *Rhodopaxillus nudus*), or, l'auteur américain dit que son espèce a des lames « pale yellow, becoming brown or purplish-brown in drying » (2).

Dans l'espèce de Costantin et Dufour, la taille du chapeau n'est que de 8-10 cm. dans la description originale de la *Nouvelle flore*, mesure qui rentre dans celle donnée par Peck. Par raison de priorité, nous supprimerons le nom de *pseudo-acerbum* C et D et le remplacerons par celui, plus ancien, de *tricolor* Peck.

*Développement.* — Grâce à notre ami J. Boursier, nous avons pu étudier en détail le développement de *Leucopaxillus paradoxus* sur un grand nombre d'échantillons de tous âges provenant de la forêt de Fontainebleau et fixés au liquide de Regaud.

Cette plante est décidément gymnocarpe. Les jeunes exemplaires sont d'abord coniquement atténués en haut et le cha-

1. Cf. *N.-Y. State Mus. Rep.* 41, 1888.
2. C.-à-d. « jaune pâle, devenant brun ou brun pourpre en séchant ».

peau se forme par prolifération des hyphes apicales qui donnent bientôt naissance à une dilatation arrondie dont les bords séparés du pied par un étranglement, s'incurveront de plus en plus. Des stades de 2 à 3 mm. de haut montrent que le pileus est à peine ébauché; hyphes superficielles et hyphes de l'intérieur de la chair sont très semblables, d'où nous concluons que le voile n'est pas différencié, pas plus sur le chapeau que sur le stipe.

Nous étudierons plus en détail un stade de 10 mm. de haut, dans lequel on remarque immédiatement le retard présenté par le développement du chapeau, qui n'atteint encore que 3 mm. de diamètre, sur celui du stipe.

Ce dernier est cylindroconique, à peine atténué supérieurement et, sur les coupes, on voit qu'il fixe un peu plus énergiquement l'hématoxyline vers le pourtour qu'au centre. Les hyphes qui le composent sont assez régulièrement disposées parallèlement à l'axe, surtout vers le sommet; vers la base elles sont plutôt emmêlées; elles sont cylindriques de 3 μ de diamètre et présentent des cloisons transversales bouclées; le cytoplasme y est réduit à des diaphragmes ou trabecules transversaux et contient deux noyaux par article.

A la surface du pied les hyphes se redressent pour former une pilosité assez lâche,mais de plus en plus dense au fur et à mesure qu'on s'approche des lamelles.

Le chapeau est convexe plan et formé d'hyphes densément emmêlées, mais très analogues à celles du stipe; vers le revêtement, le feutrage devient plus lâche et les noyaux moins colorables. La marge qui s incurve fortement est constituéepar des filaments encore plus fins (2 μ de diamètre) et plutôt radiaires.

Il nous reste à étudier le mode de formation des feuillets; les coupes tangentielles nous renseignent fort bien à ce sujet, montrant que vers le pourtour du chapeau, la surface inférieure est encore parfaitement unie, alors qu'à l'insertion sur le stipe, les lames sont déjà bien développées, formant les costules décurrentes caractéristiques de cette espèce.

Le développement des feuillets procède donc d'une manière basifuge pour le pied et centrifuge pour le chapeau. Il est d'ailleurs facile de se convaincre sur la coupe radiale que la différenciation de l'hyménium suit le même sens que celle des lamelles. C'est ainsi que vers la périphérie du pileus où celles-ci manquent encore, l'hyménium est formé de filaments de faible calibre (3 μ) différant peu les uns des autres, et qu'au contraire sur les costules du sommet du pied il est très différencié; on y distingue des hyphes saillantes cylindracées et d'assez grande taille (5-6 μ de diamètre) qui représentent les jeunes basides dans lesquelles on voit très bien le gros noyau de fusion au stade synapsis avec nucléoplasme hyalin et homogène (à cause de la fixation au Regaud, les filaments chromatiques ne sont que rarement visibles) et nucléole très coloré; en descendant même encore plus bas on trouve des basides avec leurs quatre stérigmates, dont l'évolution est par conséquent terminée et l'hyménium passe insensiblement au revêtement pileux stérile que nous avons signalé plus haut sur le pied. La sporulation de cette espèce, déjà commencée alors que le chapeau n'a que 3 mm. de diamètre c'est-à-dire moins de 20 fois la taille qu'il atteindra chez l'adulte, s'étend donc sur un laps de temps considérable.

**Armillariella** Karsten.

Ce genre est constitué par les leucosporées à lames décurrentes munies d'un anneau. Il comprend deux sections : la première avec l'*A. mellea* Vahl et la seconde avec l'*A. dryina* Pers. Nous étudierons anatomiquement l'*A. mellea* car, bien qu'elle soit vulgaire, cette plante ne paraît pas encore bien connue. En effet, dans un ouvrage récent, Kauffmann (71) lui attribue une « *trama of gills composed of divergent hyphæ* (1) » ce qui veut dire une trame bilatérale. A la fin de sa diagnose d'*A. mellea* cet auteur invoque encore la trame des lamelles pour affirmer en ces termes que *Clitocybe monadelpha* Morg. ne peut pas être une simple variété de *A. mellea* : « *It is however, clearly separated by the character*

1. C.-à-d. « trame des lames composée d'hyphes divergentes ».

*of the hyphæ in the gills, which do not diverge as in the genus Armillaria, but lie parallel between the subhymenial layers* » (1).

Voici d'après nos notes les caractères anatomiques d *A. mellea.* Vahl.

« Spores ovoïdes 8-9,5 × 5,5-6,5 μ à membrane à la fin un peu épaissie.

Basides claviformes 40-46 × 8 μ à 4 stérigmates ; les autres cellules hyméniales sont plus cylindracées.

Arête des feuillets stérile par des cellules versiformes dont beaucoup se terminent en appendice piliforme.

Chair piléique formée d'hyphes incolores lâchement intriquées en un feutrage à larges mailles ; elle se prolonge telle quelle dans la base des lames dont la trame devient de plus en plus régulière au fur et à mesure qu'on approche de l'arête, mais la structure des feuillets n'a rien de bilatéral !

Sous hyménium très mince, branchu.

Revêtement du chapeau dense, formé d'hyphes serrées de formes variée, inégales et irrégulières, assez trapues, emmêlées mais presentant tout de même une direction générale radiaire ; leur contenu est coloré en jaune par les vacuoles. »

Il résulte de la définition du genre *Armillariella* que l'*Armillaria imperialis* est à placer ici ; nous ne le faisons qu'avec doute, car cette dernière plante présente une volve membraneuse bien distincte en plus de son anneau ; nous avons noté :

« Spores longuement ellipsoïdes fusiformes 14 × 6 μ à contenu uninucléé, finement grenu, puis fortement huileux réfringent.

Basides longuement atténuées clavées 70(-80) × 11-12 μ tétrasporiques.

Trame régulière avec sous hyménium rameux peu épais. »

Les lames sont peu inégales. Pour 140 grandes lames nous avons compté seulement 3 (ou même une seule) lamelles intermédiaires et encore elles sont le plus souvent anastomosées

1. C.-à-d. « D'ailleurs, il en est clairement séparé par le caractère des hyphes des lames qui ne divergent pas comme dans le genre *Armillaria*, mais sont couchées parallèlement entre les assises subhyméniales ».

à la grande lame voisine ce qui rend cette dernière fourchue.

Quant au *Pleurotus dryinus* Fr. ou au très voisin *Pl. corticatus* Fr. il ne nous paraît que fort peu affine à l'*A. mellea* et ses spores cylindracées en font un *Pleurotus*. Voici les notes que nous avons prises sur des exemplaires récoltés au Bois de Vincennes.

« Spores cylindriques à extrémités arrondies et apicule sublatéral 14 × 4 μ à paroi très mince (1) et contenu uninucléé.

Basides claviformes 44-45-50 × 8 μ à 4 stérigmates fins.

Trame des lames à médiostrate peu régulier à cause de ses hyphes onduleuses irrégulières.

Sous hyménium assez épais à éléments courts avec esquisse d'un hyménopode assez épais, mais peu régulier. Hyphes de la chair piléique emmêlées, bouclées, les superficielles plus grêles et assez régulièrement radiales. »

La conclusion qui s'impose de l'étude de trois espèces de ce genre est que le genre *Armillariella* tel que l'a conçu Karsten est à supprimer comme essentiellement artificiel.

## **Rhodopaxillus** R. Maire.

Ce genre, facilement reconnaissable si l'on ne considère que les espèces typiques humides et spongieuses groupées autour du type *Tricholoma nudum* prend une extension plutôt embarrassante si on veut y faire rentrer toutes les espèces à spores ellipsoïdes, rosées en masse (mais incolores sous le microscope) et finement spinuleuses; c'est ainsi qu'on est amené à considérer comme *Rhodopaxillus* le *Clitopilus amarellus* (*Paxillus lepista* au sens de Ricken) espèce tenace qui ne rappelle *Tricholoma nudum* que d'assez loin, et qui a d'ailleurs encore moins d'affinité avec *Clitopilus prunulus*.

Rappelons qu'on connaît d'autres « leucosporées » dont les spores vues en masse, sont colorées en rose, saumon ou lilacin,

1. Ce caractère est intéressant à noter, car Fayod a indiqué chez *Pl. Albertinii* (espèce qui semble très voisine de *Pl. dryinus*) des spores à parois fort épaisses ce qui pourrait fort bien être une erreur, puisque Fayod lui-même a dit ne connaître cette espèce qu'imparfaitement.

par exemple *Schizophyllum commune*, *Pleurotus ostreatus*, *cornucopiæ*, *Collybia maculata* (1) etc.

Quant au caractère des lames séparables du chapeau il est si répandu chez les agarics qu'il ne faut pas s'illusionner sur sa valeur. Nous citerons un seul exemple celui du *Clitocybe nebularis* dont les lames se détachent très facilement du chapeau, mais qui n'en a pas moins les spores blanches et lisses.

Fayod (52) puis L. Maire (89) ont rapproché *Tricholoma nudum* de *Tricholoma melaleucum*, mais nous avons vu qu'ils se distinguent bien par la composition chimique de leur membrane sporique.

Nous avons étudié le développement de *Rhodopaxillus nudus* Bull. sur des exemplaires récoltés en Savoie dans un bois de mélèzes et fixés au picroformol :

Les primordiums que nous avons recueillis en nombre considérable étaient les uns violacés, les autres à peine brunâtres,mais présentaient constamment une forme caractéristique due à ce que leur stipe est brusquement rétréci à la base en un court prolongement radiciforme qui va s'insérer sur les aiguilles environnantes.

La gymnocarpie de cette espèce est évidente. Des stades de 2 mm. de haut (racine comprise) sont subcylindracés ou un peu claviformes généralement étranglés sous le sommet ; les hyphes qui les constituent sont partout emmêlées et les superficielles peu différenciées sont seulement plus grêles.

Au stade suivant (3 mm.) nous voyons un stipe renflé ovoïde avec un chapeau subhémisphérique dont les bords encore très obtusément arrondis tendent à s'incurver légèrement vers le bas, séparés du stipe par un sillon large dans lequel se développeront les lames par plissement de la surface inférieure du chapeau.

En résumé *Rhodopaxillus nudus* mérite bien son nom puis-

1. Cette observation que nous devons à notre ami J. Boursier nous a été confirmée par M. Gilbert qui avait antérieurement noté le fait.

qu'il ne présente aucun voile, l'hyménium ayant une origine externe.

**Tricholoma** Fr. (pro. parte).

Parmi les Tricholomes nous n'avons étudié au point de vue du développement que le *Tricholoma Georgi* Clus. (voy. fig. 23).

Cette espèce recherchée par les mycophages est si vulgaire que nous pouvons nous dispenser de la décrire.

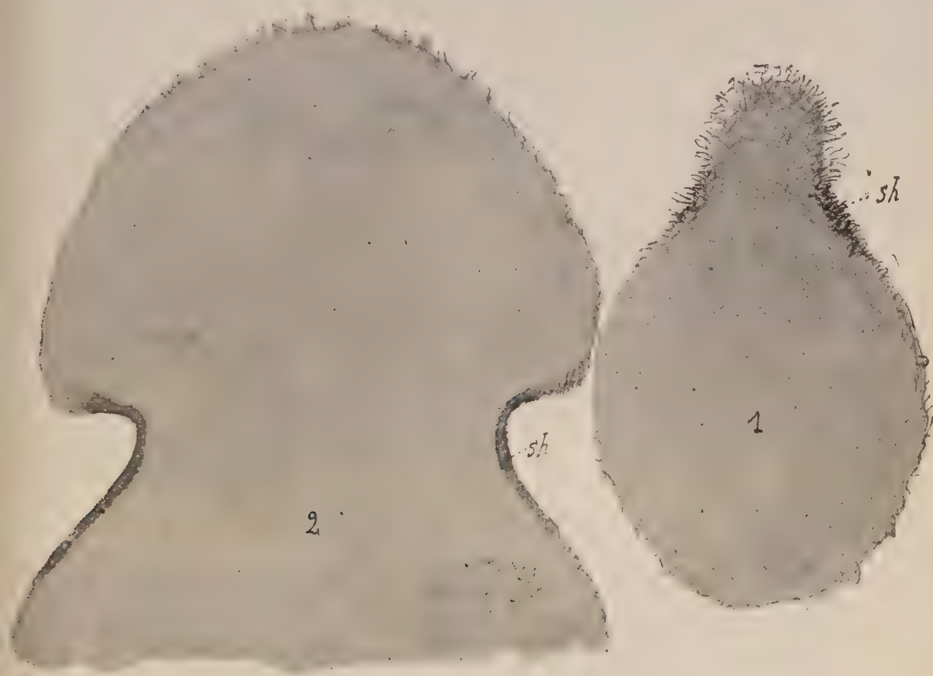



**Fig. 23. — *Tricholoma Georgi* Clus.**
**Deux stades successifs dans le développement montrant l'origine externe de la surface hyméniale *sh*.**

Les exemplaires étudiés (fixés au picroformol) proviennent de la forêt de Carnelle.

Des stades de 1 mm. à 1,5 mm. de haut ont la forme d'un œuf reposant sur la terre par le gros bout. Ils s'atténuent nettement en cône dans leur partie supérieure.

Quelques exemplaires présentent un léger étranglement au-dessous du sommet qui délimite un chapeau rudimentaire comparativement au stipe. La chair très compacte est formée d'hyphes grêles densément emmêlées qui, vers la surface du primordium, se redressent en poils indifférenciés de 1,5-2 $\mu$ de diamètre. Ces poils sont plus serrés sur le haut du stipe que sur le chapeau où ils sont plutôt lâchement emmêlés-dressés.

Au fur et à mesure que le champignon grandit, le chapeau augmente de taille par rapport au stipe dont il se sépare au moyen d'un sillon de plus en plus accentué.

On s'en rend compte sur un stade de 5 mm. de haut bien qu'à cette taille relativement énorme le développement soit fort peu avancé; le bord du chapeau est encore très obtus et hérissé villeux; sa face inférieure toujours étroite et unie, tapissée de poils dressés en palissade devient fortement colorable par l'hématoxyline. Il en est de même de la partie supérieure du pied, ce qui nous permet de dire que chez *Tricholoma Georgi* l'hyménophore est primitivement décurrent, fait intéressant à noter puisque, sur l'adulte, les lames ne descendent pas sur le stipe. Nous n'avions pas récolté d'exemplaires plus âgés, de sorte qu'il ne nous a pas été possible d'observer la formation des feuillets.

Mais le fait essentiel qui résulte de notre étude est que l'hyménium a une origine externe chez *Tricholoma Georgi.*

On sait déjà que chez *Tricholoma terreum* l'hyménium est endogène et on peut prévoir que cette diversité de développement dans les différentes espèces de *Tricholoma* permettra de sectionner ce genre encore peu naturel, même au sens restreint où nous l'avons pris ici.

## V. — *SÉRIE DES AMANITES*

Cette série comprend actuellement les genres : *Amanita, Lepidella* Gilbert et *Myxoderma* Fayod. Nous n'étudierons ici que ce dernier genre.

**Myxoderma** Fayod.

Earle (48) a fondé son genre *Limacella* pour les Lépiotes à cuticule visqueuse, groupées dans le paragraphe B du *Sylloge Fungorum* de Saccardo (116) en prenant comme type l'*Agaricus* (Lepiota) *delicatus* Fr.

R. Maire (91) étudiant anatomiquement ces espèces a observé que la structure des lames n'était pas partout la même. Renvoyant les formes à trame régulière dans les Lépiotes, il a restreint le genre *Limacella* en n'y conservant que celles dont la trame a une structure bilatérale.

Il est regrettable, à notre avis, qu'il ait procédé ainsi, car jusqu'ici il n'est pas prouvé que l'espèce choisie comme type par Earle a une trame bilatérale. Il y a même toutes les chances pour qu'il n'en soit pas ainsi. En effet Kauffman (71) dit en caractérisant sa section II. *Viscidœ* des Lépiotes : « *Trama of gills divergent* (*except in L. delicata* (1) ».

De plus Barbier (18) avait créé, deux années avant la publication du *Genera of the north american Gill fungi* un genre *Glioderma* qui a la même définition que celui d'Earle. La priorité lui reviendrait donc incontestablement si Fayod (52) n'avait déjà fondé un genre *Myxoderma* qui a la .définition donnée par R. Maire aux *Limacella.*

Ce genre est reste caché par suite d'une erreur de détermination de Fayod comme nous l'expliquons à propos de *Mucidula mucida.* Quoi qu'il en soit le genre *Myxoderma* présente comme principaux caractères le revêtement visqueux et la trame bilatérale. Il s'ensuit que la priorité lui revient de droit et les noms de *Glioderma* Barbier et *Limacella* Earle doivent disparaître de la nomenclature.

Nous avons étudié anatomiquement deux espèces de *Myxoderma* : *M. illinita* et *M. lenticularis* et plus spécialement l'insertion du stipe sur le chapeau.

On remarque que beaucoup d'hyphes de la chair du stipe

1. « Trame des lames bilatérale (excepté dans *L. delicata*) ».

ont leur extrémité supérieure renflée en poire ou en massue; cette structure s'accuse d'autant plus que l'on s'approche du sommet du pied où l'on distingue nettement deux sortes d'hyphes : les unes très renflées (tissu fondamental) les autres grêles et cylindriques (tissu connectif).

Enfin à la limite du stipe et du chapeau,la chair devient cassante à cause de sa structure presque celluleuse, ce qui explique la séparabilité de ces deux organes.

Fayod (52) a d'ailleurs déjà signalé des sphérocystes abondants dans les primordiums des Amanites. Nous avons nous-même trouvé une structure sphérocystique dans le stipe d'un *Amanita aspera* Q. jeune, mesurant 5 à 7 mm. de diamètre, que nous devons à l'obligeance de M. Gilbert, le spécialiste du genre.

Comme la structure décrite ci-dessus pour le stipe des *Myxoderma* adultes se retrouve chez les Amanites typiques d'après nos observations, il était bien probable que les bulbes primordiaux des *Myxoderma* ont une texture sphérocystique. C'est ce que nous avons d'ailleurs vérifié sur *M. lenticularis* (voy. plus bas).

Ces observations confirment le rapprochement des deux genres, basé par Fayod, puis par R. Maire sur la bilatéralité de la trame. Pourtant nous ne croyons pas qu'on puisse les fondre en un seul.

Chez les *Myxoderma* que nous connaissons, l'arête des lames homomorphe indique peut-être un développement différent; les spores sont bien plus petites que dans les Amanites typiques et de plus le revêtement du chapeau présente des hyphes dressées (voy. fig. 24).

Chez *M. lenticulare* le chapeau n'est pas très visqueux, les hyphes du revêtement sont assez grosses et le stipe sec présente un anneau membraneux ample.

Chez *M. illinita* la viscosité presque fluide s'étend sur le stipe (sauf au sommet) qui ne présente pas d'anneau, ni même de bourrelet annulaire d'après nos observations; elle est constituée par des hyphes filiformes très grêles (2 μ) et très longues (jus-




Fig. 24. — *Myxoderma lenticulare* (Lasch.)
Hyphes cuticulaires *c* 1.
*Myxoderma illinita* (Fr.)
Hyphes cuticulaires *c* 2.
Moitié de la trame des lamelles *tr*, montrant les hyphes qui divergent du médiostrate *m*, vers le sous hyménium *s*.

qu'à 200 μ) ± ramifiées et bouclées aux cloisons; sa structure est identique sur le pied et sur le chapeau.

Nous avons ébauché l'étude cytologique de ces deux plantes.

Nos recherches de primordiums sont restées vaines, sauf pour *M. lenticulare* dont nous ne possédons qu'un stade subglobuleux de 2,5 mm. de diamètre que nous avions fixé au liquide de Regaud.

A cet âge on distingue un bulbe volumineux et un chapeau hémisphérique à revêtement fortement colorable. Il y a une vaste chambre lamellaire annulaire dans lequelle se developpent les feuillets dont l'arête est distante de la surface du stipe. La coupe transversale de ces jeunes feuillets montre qu'ils sont plus épais vers l'arête que vers la base.

Toutes les hyphes du champignon sont remplies de cristalloïdes basophiles (1). Ceux-ci, de taille très variable (jusqu'à 7 μ) sont exagérément nombreux dans la région supérieure du primordium.

Dans les hyphes du revêtement piléique qui sont assez riches en cytoplasme on se rend nettement compte qu'ils se trouvent dans les vacuoles. Ils sont formés vraisemblablement de métachromatine tout comme les précipitations sphériques et fortement basophiles que l'on rencontre parfois à leur place dans les vacuoles d'autres espèces. La métachromatine pourrait donc se présenter sous deux formes, l'une amorphe donnant lieu à des corpuscules métachromatiques sphériques, l'autre pouvant cristalliser comme c'est précisément le cas ici.

Ces cristalloïdes varient de dimensions, non seulement dans les différentes parties du carpophore, mais aussi dans la même hyphe. Ainsi dans le revêtement du chapeau on en trouve une multitude qui sont si petits qu'on ne distingue pas leur forme anguleuse et qu'il serait bien difficile de dire s'ils sont dans le protoplasme ou dans les vacuoles, si l'on n'avait pas tous les intermédiaires vers les cristalloïdes de taille moyenne à angles

(1) Ces cristalloïdes se trouvent même dans les hyphes des lamelles.

distincts entourés d'une auréole claire constituée par le contour de la vacuole où ils sont emprisonnés (voy. Planche III, fig. 7).

La numération des noyaux devient par suite de leur présence extrêmement difficultueuse; nous ne les avons vus avec certitude que dans les articles de la marge piléique où ils paraissent être au nombre de deux. Leur nucléoplasme n'est pas homogène, on y distingue des karyosomes chromophiles qu'il est bien malaisé de séparer du nucléole.

A cet âge l'anneau est encore parfaitement confondu avec le bulbe qui présente de nombreux sphérocystes. Dans la partie supérieure du chapeau cette texture a fait place à une texture filamenteuse; on y distingue des hyphes irrégulières dont le contenu est uniformément colorable en noir par l'hématoxyline (canaux oléifères?).

Enfin le voile général n'est guère visible sauf sur les bords du pileus sur lesquels remontent les hyphes du bulbe; mais sur le disque il a déjà disparu à peu près complètement.

Quant au développement des feuillets, l'unique exemplaire que nous possédons ne nous permet pas de le comprendre suffisamment. Tout au plus pouvons-nous dire que ce qui se passe est à cent lieues de ce qu'on a décrit chez les vraies Amanites, mais nous paraît aussi éloigné de ce qu'on connaît pour les agarics où les feuillets proviennent d'un plissement progressif.

L'étude cytologique de *M. illinita* a été faite sur du matériel adulte fixé au picroformol et ne nous a rien révélé d'extraordinaire. L'hyménium, par suite de la petite taille de ses éléments n'est pas un exemple favorable pour débrouiller les divisions nucléaires. Nous nous bornerons à dire que la spore mûre est constamment binucléée.

Quant aux espèces visqueuses à trame régulière dont nous ne connaissons que *Lepiota irrorata* Q., il est difficile de se prononcer sur leur situation; le port n'est pas celui d'un *Lepiota*, l'anneau n'est pas net et,bien que les lames soient parfaitement libres, le stipe n'est pas distinct du chapeau; la présence de

cystides ne contribue qu'à accentuer les divergences; quoiqu'il en soit voici les caractères que nous avons notés :

« Spores ovales 4-4,2 × 2,5 µ.

Basides 24 × 6 µ.

Cystides nombreuses à pédicule profondément inséré.

Trame régulière, formée de grosses hyphes (15 µ environ de diamètre, avec un sous hyménium, mince, rameux, très distinct à cause de la toute petite taille de ses éléments.

Revêtement piléique (pas sensiblement visqueux) formé de grosses cellules dressées, en massue, (hyméniforme). »

## VI. — *SÉRIE DES LÉPIOTES*

Cette série comprend les genres *Lepiota*, *Leucocoprinus*, *Cystoderma*, *Psalliota*. Il est à notre avis, impossible de maintenir le genre *Leucocoprinus* éloigné des Lépiotes vraies comme l'a fait son auteur, Patouillard (102). La seule différence est la présence d'un pore germinatif au sommet de la spore chez les *Leucocoprinus* et la ressemblance, aussi bien superficielle qu'anatomique est telle que nous sommes bien tenté de revenir à la définition ancienne du genre *Lepiota*, à moins que des recherches à venir ne montrent des différences importantes dans le développement.

Fayod (52) a d'ailleurs fort bien exposé la structure de toutes ces plantes et montré que leurs affinités avec les *Psalliota* sont confirmées par les caractères anatomiques.

Nous ferons toutefois remarquer que les travaux récents (5) (6) (83) ont montré que chez les *Psalliota* les lames apparaissent d'emblée comme des septas verticaux dans le primordium, tandis que chez les *Leipota* jusqu'ici étudiés (9) (13) il se forme une cavité annulaire dans laquelle se développent ensuite les feuillets par plissement de la surface inférieure du chapeau d'abord unie.

Pour notre compte, nous n'avons pas vérifié le développement

des lamelles chez les Psalliotes, mais nous avons étudié une Lépiote : *L. felina* Pers. et un *Cystoderma* : *C. granulosa* et nous avons observé que chez ces deux espèces, les feuillets proviennent du plissement d'une surface d'abord unie.

Chez *Lepiota felina* le développement est rigoureusement identique à celui de *Lepiota clypeolaria* décrit et figuré d'une manière remarquable par Atkinson (9).

Il serait donc superflu d'en reprendre la description d'une manière complète; nous nous contentons de donner des figures qui représentent la structure du voile général sur le chapeau et le stipe (Dans nos préparations fixées au picroformol toutes



**Fig. 25. — *Lepiota felina* P.**
**Structure anatomique du voile général sur le stipe (Gr, : 750/1).**

les hyphes de ce voile sont pleines de précipitations chromophiles irrégulières) et d'observer que la différenciation des lamelles nous paraît centripète car chez les jeunes, les plis de la surface inférieure du chapeau sont d'autant plus nombreux et mieux développés qu'on approche de la marge.

*Lepiota granulosa* présente un développement tout à fait analogue, sauf que les hyphes du voile général restent subglobu-

leuses au lieu de s'allonger en poils comme chez *L. felina*, et qu'elles passent plus progressivement aux hyphes de la chair du chapeau de sorte que la cuticule piléique est indistincte.

Des stades de 3 à 4 mm. de haut, présentent encore une surface inférieure de chapeau unie; les hyphes du stipe sont binucléées et dans les vésicules jaunâtres du voile on distingue encore assez souvent une paire de noyaux peu colorables et visiblement en voie de dégénérescence.

De sorte qu'en définitive le genre *Cystoderma* de Fayod, qui comprenait en particulier le *Lepiota granulosa* devra probablement comme le genre *Leucocoprinus* de Patouillard, rentrer dans le genre *Lepiota*; d'ailleurs, tel qu'il était conçu par Fayod le genre *Cystoderma* semblait passablement hétérogène; contenant des espèces à lamelles adnées et à stipe continu avec le chapeau *L. amianthina* Scop., *granulosa* Batsch., *carcharias* Pers. à côté d'autres à lames libres et stipe distinct comme *L. seminuda* Lasch.

Quant aux caractères cytologiques on est encore peu fixé à leur égard; nous nous bornerons à noter que les spores de *Lepiota clypeolaria* sont constamment binucléées, leurs deux noyaux bien visibles sur le vivant sans aucune coloration étant écartés l'un de l'autre et alignés suivant l'axe longitudinal de la spore.

Enfin, avant de terminer, il est un autre caractère sur lequel nous voudrions attirer l'attention; celui des lames nuageuses des *Psalliota* bien étudié par Buller (36), ce caractère s'observe facilement si on regarde les lames obliquement à l'aide d'une loupe et paraît très constant dans ce genre. Il serait par suite intéressant de rechercher, si chez les *Lepiota* certaines espèces présentent ce développement de l'hyménium, mais cette étude se complique ici du fait que les spores sont blanches et qu'à la loupe, il ne semble pas possible de distinguer les plages couvertes de spores mûres de celles qui sont poudrées de spores jeunes.

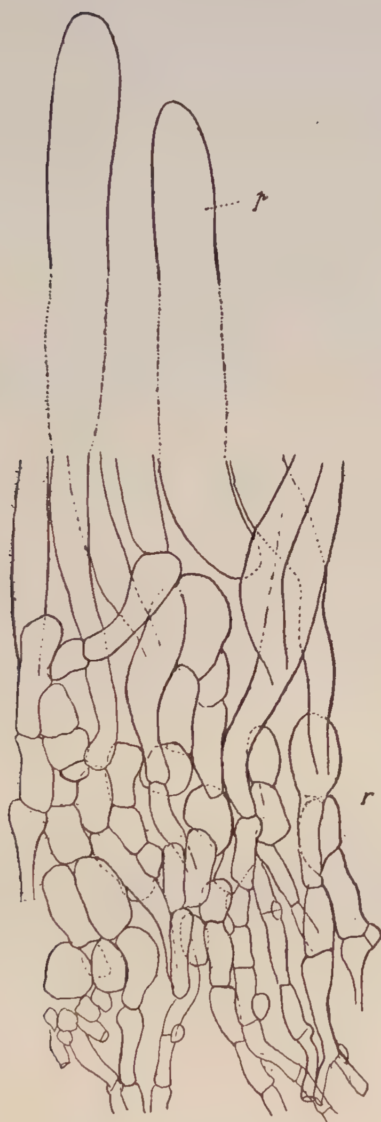



Fig. 26. — *Lepiota felina* P.

Structure anatomique du voile général sur le chapeau montrant que les poils *p* qui le constituent sont en continuité avec les hyphes du revêtement *r* (Gr. : 750/1).

## VII. — *SÉRIE DES GONIOSPORÉS*

Nous avons pris cette série au sens de Patouillard qui comprend en dehors des vraies Goniosporées les Jugasporées de Fayod à spore plissée longitudinalement et dont la place est actuellement très douteuse.

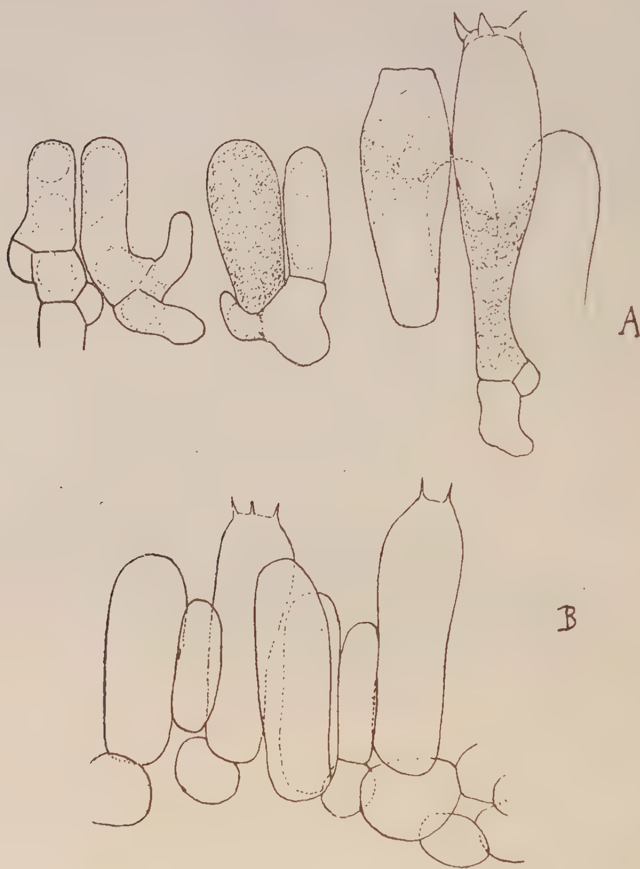



**Fig. 27.** — *Cellules hyméniales*

A. *Entoloma sericeum* B.

B. *Entoloma sericellum* Fr.

Très fréquemment dans ce groupe,caractère non signalé par les auteurs, les basides sont fortement saillantes à maturité et bien distinctes des pseudoparaphyses ou des basidioles (fig. 27) Chez *Entoloma sericeum* on voit que les basides sont bouclées à la base tout comme les hyphes stériles du carpophore.

On ne connaît d'une manière précise le développement d'aucune espèce de ce groupe et nous allons nous borner à compléter sur les différents genres les notions anatomiques déjà acquises.

### **Claudopus** Sm.

Nous ne connaissons du genre, (réduit aux espèces goniosporées) que *Cl. byssisedus.*

« Spores 10 × 7 μ. Basides 35-38 × 11-12 μ tétrasporiques. Arête homomorphe; pas de cystides. Trame des lames et chair piléique à hyphes parallèles, mais de forme peu régulière, onduleuses. Sous hyménium ténu, branchu à articles très courts Revêtement du chapeau fibrilleux peu distinct. »

### **Eccilia** Fr.

Voici l'anatomie d'*E. griseorubella*; on voit qu'elle cadre avec les indications fournies par Fayod sur *E. rhodocylix.*

« Spores 9-10 × 6-7 μ. Basides 40-44 × 10-12 μ tétrasporiques, saillantes au-dessus du niveau des basidioles qui sont courtement claviformes ou même presque obovales 22-24 × 8,5-9 μ.

Trame régulière à hyphes multiguttulées avec sous hyménium mince peu net.

Chair piléique régulière. Revêtement peu distinct à hyphes allongées, régulièrement couchées radiaires, un peu plus grosses (10-16 μ de diamètre) que celles de la chair. »

### **Leptonia** Fr.

Ce genre se distingue des *Entoloma* surtout par sa gracilité, le chapeau en général ombiliqué et les spores allongées; ces

dernières sont pourtant assez loin d'être deux fois plus longues que larges. La compilation d'une dizaine de *Leptonia* bien typiques que nous avons récoltés, nous a donné comme mesure moyenne des spores 10-12 × (7) — 7,5-8 μ. ce qui indique 4/3 à 3/2 pour le rapport $\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}}$

L'arête des lames est parfois stérile par des poils peu différenciés, mais le plus souvent couverte de basides; ces dernières mesurent en moyenne 30-40 × 11-12 μ; elles sont donc trapues et reposent sur les hyphes subhyméniales par une base épaisse; leur corps est souvent cylindracé ou même étranglé au milieu et souvent saillant.

La trame des lames est bien régulière et le sous hyménium bien distinct mais très mince, celluleux ou rameux.

Le revêtement du chapeau présente d'après nos observations des variations assez considérables Il est toujours formé par des hyphes couchées( au moins vers les bords du chapeau) tantôt volumineuses, tantôt assez grêles, parfois peu distinct de la chair.

Chez *L. formosa* les hyphes de la pellicule se terminent en clavules ± redressées; chez *L. chalybæa* toute la partie discale du chapeau est recouverte d'une couche épaisse d'énormes cellules brunes arrondies ou ovales associées en chaînes redressées; ce n'est que vers la moitié du rayon qu'on trouve des filaments cylindriques couchés contenant dans les vacuoles un suc brun lilas clair.

Toutefois dans aucune des espèces étudiées par nous il n'y a de cuticule celluleuse au voisinage des bords du chapeau.

Avec Fayod nous placerons dans ce genre l'*Entoloma griseo-cyaneum.*

## Nolanea F..

Les lames présentent la même structure que dans le genre précédent.

Le revêtement celluleux que Fayod a employé pour distin-

guer ce genre est bien peu net et dans certaines espèces il n'y a pas de pellicule différenciée.

C'est surtout chez *N. staurospora* Bres. que la cuticule du chapeau se rapproche le plus de la structure celluleuse, et encore si on l'examine avec soin on constate à l'extrême surface (au dessus des hyphes vésiculeuses de l'hypoderme) une couche ténue et disjointe d'hyphes allongées à contenu brunâtre. Cette dernière espèce présente des spores de forme spéciale, généralement figurées d'une manière fantaisiste, ce qui nous engage à en donner un dessin (fig. 28) qui montre, que hormis l'apicule ces spores présentent 6 bosses.

Les espèces dont le chapeau est vite étalé subplan ont été rangées dans le genre suivant bien que par la plupart de leurs autres caractères ce soient des *Nolanea*.




Fig. 28. — Spores de *Nolanea staurospora* Bres.
En trait plein les bosses tournées du côté de l'observateur, en pointillé celles qu'on voit par transparence en faisant la mise au point sur la face opposée 1,2 : silhouettes (face dorsale) ; 3: profil ; *h* : hile.

## **Entoloma** Fr.

Bien que Fayod ait indiqué ici une cuticule nulle, les espèces typiques : *E. clypeatum* par exemple, présentent une pellicule gélifiée d'hyphes bien plus grêles : (5-6 μ) que celles de la chair du chapeau dont le diamètre est de 15 μ environ.

Au contraire les espèces douteuses comme *E. sericeum*, qui ne sont maintenues dans ce genre que par la forme de leur chapeau et leurs spores isodiamétriques, n'ont pas de pellicule

et les hyphes superficielles du pileus sont grossières (20-30 μ par exemple).

### Tribu B. — Jugasporés

Dans cette tribu les spores ne sont pas anguleuses et se montrent incolores sous le microscope, de sorte qu'il faudra peut-être reléguer les plantes de ce groupe dans les Leucosporés lorsqu'on les connaîtra mieux. Fayod (52) admettait ici deux genres: *Hexajuga* et *Octojuga*; le premier a pour type le *Clitopilus prunulus* bien connu; le second comprend de petites espèces lignicoles pleurotiformes que les auteurs modernes passent sous silence ou confondent probablement avec des *Pleurotellus*. Nous avons trouvé au Bois de Vincennes une espèce naturellement indéterminable et que nous nommerons *Octojuga pleurotelloïdes* n. sp. En voici une brève diagnose :

« Chapeau (5-7 mm.) d'abord mésopode, mais vite dimidié ou échancré réniforme avec le stipe oblitéré, blanc, opaque, couvert d'un léger aranéum apprimé; lames blanchâtres, inégales.

Spores ellipsoïdes 7,5-8 × 5-5,5 μ à 8 côtes longitudinales. Pas de cystides. »

Les spores étant absolument incolores sous le microscope, on n'y recherche pas les côtes d'une manière spéciale (puisqu'on sait que les Jugasporés sont rhodosporés) et comme celles-ci sont absolument invisibles dans l'eau si on observe la spore à plat, le plissement passe inaperçu et l'espèce est automatiquement versée dans les *Pleurotus*.

Ce n'est que par hasard que les côtes deviennent évidentes, soit que la spore soit vue par en haut, soit qu'elle se trouve dans une bulle d'air de la préparation.

Voici les autres caractères anatomiques de notre espèce :

« Basides claviformes, trapues 22-24 × 8-9 μ tétrasporiques. Arête homomorphe fertile (ou presque).

Trame emmêlée. Sous hyménium d'hyphes branchues courtes, mal séparé.

Revêtement du chapeau à hyphes filiformes de 2,5 μ de diamètre ».

## VIII. — *SÉRIE DES PLUTEUS*

Série extrêmement naturelle comprenant les *Volvaria* et les *Pluteus* (et peut-être les *Annularia*). Nous n'étudierons ici que le genre :

### **Pluteus** Fr.

Fayod (52) a groupé les *Pluteus* européens en quatre sections.

Le *P. salignus* Pers. qu'il a pris comme type de la première nous est inconnu.

Quant à la section β. *Trichoderma*, elle est formée par le *Pl. cervinus* Fr.et les formes affines dont on ignore malheureusement le développement; il est toutefois probable qu'elles sont angiocarpes, étant donné que les jeunes exemplaires sont couverts d'une véritable toison tomenteuse et brune formée d'hyphes allongées un peu fusoïdes, alignées bout à bout, à cytoplasme incolore creusé de vacuoles brunes, qui représente sans doute le voile général.

La section γ. *Hispidoderma* créée pour le *Pl. leoninus* Schæff a été caractérisée par Fayod de la manière suivante : « Trame subrégulière. Cuticule hispide. Cystides irréguliers en crochet ».

Nos observations nous ont montré que la trame est renversée comme dans tous les *Pluteus* que nous connaissons jusqu'ici (1).

Quant aux cystides, malgré tous nos efforts, nous n'avons pu en voir aucune en crochet comme en a représenté Patouillard (100) dont le dessin a été vulgarisé par Costantin et Dufour (42); celles que nous avons vues étaient simplement ventrues fusoïdes

1. D'ailleurs, Fayod n'avait jamais trouvé qu'un exemplaire de cette espèce.

régulières à sommet mutique; c'est d'ailleurs ainsi que les indiquent aussi Ricken (111) et Kauffmann (71).

Il est donc impossible de maintenir la section *Hispidoderma* car le seul caractère qui résiste à l'examen: la cuticule hispide (1), formée d'hyphes allongées et dressées figurées par Patouillard (100) se retrouve dans le groupe δ. *Celluloderma* auquel Fayod avait assigné les caractères suivants : « Cuticule parenchymatique monostrate. Trame régulière ou bilatérale. Basidies à peine émergentes. »

Or, il résulte de nos recherches anatomiques, qui s'étendent à une dizaine de formes de cette section, que :

1° Le revêtement piléique n'est pas toujours parenchymatique:

Chez les *Pl. umbrosus* Pers. et *spilopus* il est formé de filaments allongés et dressés ressemblant à ceux qu'on connaît chez *Pl. leoninus*.

Chez *Pl. chrysophæus* Ricken (non Q !) et *Pl. nanus* var *lutescens* il est uniquement formé de cellules globuleuses ou piriformes disposées sur une seule assise, imitant bien lorsqu'on l'observe par dessus, un vrai parenchyme.

Mais ces deux manières d'être de la surface du chapeau ne sont pas tranchées, car nous avons observé plusieurs formes qui présentaient sur le même individu des cellules subisodiamétriques et des poils allongés; nous signalerons aussi une espèce indéterminée dans lequelle les hyphes cuticulaires dressées, sont cloisonnées transversalement, leurs articles basilaires étant aussi larges que longs ou presque, alors que l'article terminal est plus volumineux et obovale ou courtement claviforme (voy. fig. 29 A et B).

2° La trame n'est jamais régulière ni bilatérale, mais bien inversée (2).

1. Lange (79) a, il est vrai, signalé chez le *Pl. leoninus* var. *coccineus* Cooke un revêtement piléique à articles globuleux, mais la plante qu'il avait en vue est pour nous une espèce distincte *Pl. caloceps* Atk.

2. C'est sans doute par lapsus que Fayod a dit : « Trame régulière ou bilatérale (pl. VI, fig. 2) » car la figure qu'il cite représente précisément une trame renversée.

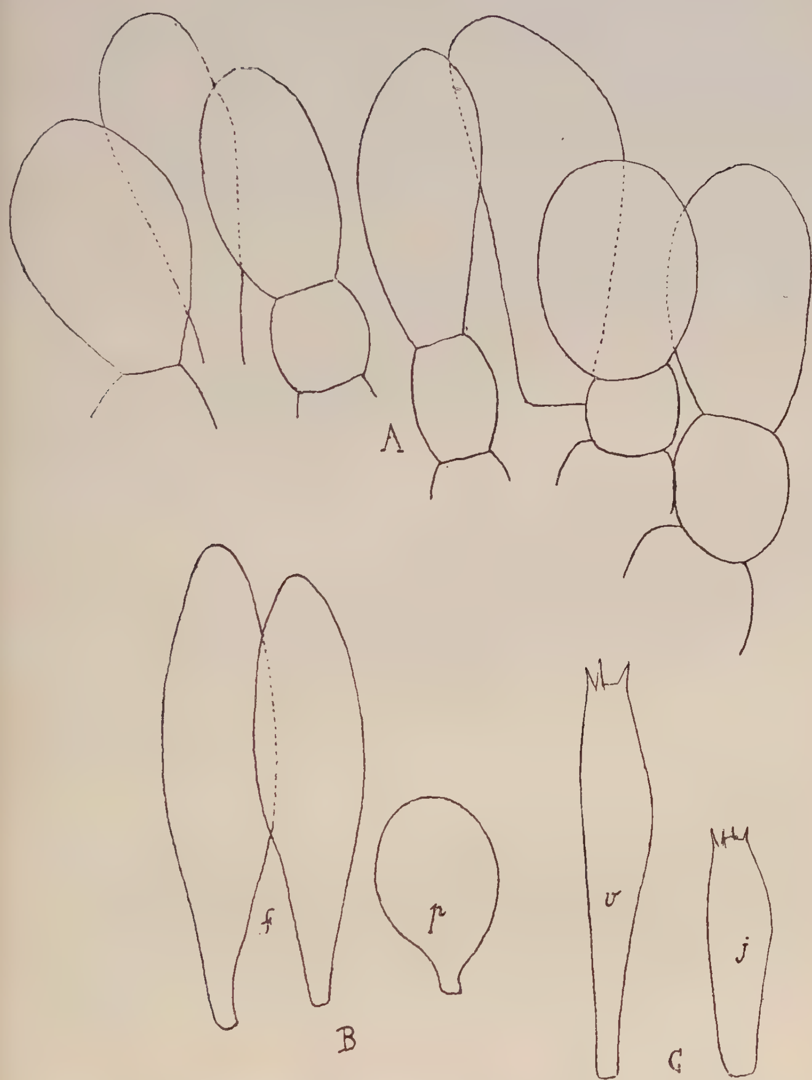



Fig. 29. — A. Revêtement du chapeau d'un *Pluteus* sp. montrant des hyphes dressées cloisonnées.

C. Basides du même, montrant la grande élongation qu'elles subissent lors de la chute des spores, ($j$ = baside jeune, $v$ = baside vieille).

B : Hyphes du revêtement d'un *Pluteus* sp. montrant que la forme des cellules peut varier depuis la forme *p*, courtement piriforme, à la forme *f*, fusoide, sur le même individu.

3° Les basides de plusieurs formes de ce groupe ne diffèrent pas de celles du *Pl. Cervinus* ; lorsqu'elles sont jeunes et pleines de cytoplasme elles sont à peine émergentes, mais elles s'allongent beaucoup et deviennent fusoïdes après la sporulation. Prenons au hasard quelques mensurations dans nos notes, nous trouvons : « Basides jeunes et pleines de cytoplasme, claviformes de 26-28 × 7,5-8 μ à peine saillantes puisque les cellules hyméniales ont 22-24 μ de long, mais s'allongeant jusqu'à 36-38 × 8-8,5 μ en prenant une forme fusoïde avec le sommet atténué et très saillant après le passage du protoplasme dans les spores ».

Pour une autre forme « Basides de 30 × 9 μ au début de la formation des spores, de 36 × 10 μ avant la chute des spores et fusoïdes de 46 × 8 μ lorsqu'elles sont devenues vides »; autre exemple « Basides clavées ventrues 30-36 × 9-10 μ puis vides fusoïdes ventrues et saillantes 38-48 × 10-12 μ » (voy. fig. 29 C).

En résumé, il nous est possible de ranger les *Pluteus* que nous connaissons en deux groupes seulement :

le premier dont le type est *Pl. cervinus* caractérisé par le revêtement piléique à hyphes couchées ou emmêlées en un tomentum qui se disjoint avec l'âge, et les cystides à parois très épaissies vers le sommet qui est ordinairement multicornu ;

le second formé par les espèces affines à *Pl. nanus* distingué par les poils dressés de la surface du chapeau et les cystides à parois minces, mutiques.

Quant aux affinités des genres *Volvaria* et *Pluteus* avec les autres Agaricacés, elles sont toujours aussi confuses ; dans aucun groupe en effet on ne retrouve la trame renversée si particulière aux espèces de cette série.

Fayod semble bien être le seul à avoir signalé des spores gibbeuses chez *Pl. chrysophæus* Schœff ; bien que cette espèce soit diversement interprétée par les auteurs, personne n'y a remarqué depuis de spores bosselées.

Enfin, malgré son nom, le genre *Pluteolus*, que Fayod soupçon-

nait être voisin des *Pluteus* ne paraît leur ressembler que superficiellement.

## IX. — *SÉRIE DES OCHROSPORÉS*

Il reste encore énormément à faire dans cette série où le groupement des espèces est à peine esquissé. Nous ne distinguerons que deux tribus :

Cortinés à spore dépourvue de pore germinatif. Cortinariés

Voile non cortiniforme; spore avec ou sans pore germinatif . . . . . . . . . . . . . . Pholiotés

### Tribu A. Cortinariés

Nous rangeons ici, à l'exemple de Patouillard, les genres suivants dont nous n'étudierons que les deux premiers.

leucospores . . . . . . . . . . . . . *Cortinellus*

ochrospores.

spore rouillée ponctuée verruqueuse. . *Cortinarius*

spore brunâtre.

chapeau visqueux, spores ponctuées. *Hebeloma*

chapeau sec fibrilleux, spores à membrane lisse. . . . . . . . . . . . *Inocybe*

**Cortinellus** Roze.

L'unique espèce *Cortinellus bulbiger* (Fr.) Gillet, a longtemps été rangée dans le genre *Armillaria* à cause de ses spores qui sont d'un blanc pur en masse mais ressemble beaucoup aux Cortinaires du groupe *Scauri* par son stipe bulbeux marginé et son chapeau lubrifié recouvert sur les bords par le voile général.

Les spores sont toujours parfaitement lisses; leur paroi est distinctement épaisse et elles renferment deux noyaux; ces

deux derniers caractères semblent bien indiquer que *C.bulbiger* est une forme du passage des Leucosporés aux Chromosporés

La trame est régulière et le sous hyménium assez épais, rameux ; les basides claviformes, tétrasporiques mesurent 38-40 × 7,5 μ.

**Cortinarius** Fr.

Ce genre comprend un nombre très considérable d'espèces qu'on s'accorde à ranger suivant le système de Fries. Nous allons décrire le développement de *Cortinarius* (*Inoloma*) *traganus*.

*Etude du C. traganus* Fries.

Cette espèce a été souvent prise pour le *Cortinarius hircinus*. R. Maire (B. S. M. 1911, p. 435) a rappelé les différences essentielles entre les deux espèces. Voici une description du *Cortinarius traganus* établie d'après nos récoltes.

« Chapeau (5-12 cm.) hémisphérique, puis convexe plan, violet, lilas pâle, puis fauve cuir sale, tomenteux et plus ou moins peluché ou même déchiré en squamules à la fin.

Lames subespacées (40 à 60 grandes lames avec 2-3 lamellules) d'un rouillé brunâtre ou fauves, puis brunes.

Stipe (6-9 cm. × 10-40 mm.) épais et bulbeux ou cylindrique et sans bulbe, plein, chaussé d'un voile mécheux cotonneux et améthyste clair.

Chair d'épaisseur moyenne (± marbrée lorsqu'elle est imbue), grisâtre ou brunâtre pâle dans le chapeau et jaune brun à ocracé fauve dans la partie inférieure du stipe à odeur d'acétylène ne se développant qu'avec l'âge (l'odeur est peu nette chez les jeunes, mais très forte chez les adultes).

Spores ellipsoïdes amygdalaires, 8-9 × 5-5,5 μ finement ponctuées. basides tétraspores 35-40 × 8-10 μ.

Trame régulière avec subhyménium très mince et rameux. »

Cette espèce commune dans les forêts d'épicéas de Savoie, ne doit sa belle couleur violette qu'au voile général qui forme le revêtement du chapeau et du stipe.

La chair et les lamelles ne présentent jamais cette teinte.

Nous avons pu étudier le développement de cette espèce sur un grand nombre d'échantillons fixés au picroformol.

Le plus jeune stade observé est une petite boule de 1 mm. de diamètre (représentant le futur carpophore) fixée sur le trajet des cordelettes mycéliennes.

Elle est formée d'hyphes cylindriques de 3-4 μ de diamètre assez lâchement entrelacées, surtout au centre. Ces hyphes qui présentent aux cloisons transversales des boucles munies de callosités basophiles se prolongent telles quelles dans la cordelette mycélienne où elles sont assez régulièrement alignées.

Les noyaux, au nombre de deux par article dans le futur-carpophore, ont déjà disparu dans les hyphes mycéliennes qui renferment par contre des cristalloïdes très chromophiles (colorés en noir par l'hématoxyline) à coupe optique souvent quadrangulaire.

Plus tard, le primordium s'allonge et des stades de 4-8 mm. de long présentent parfois un léger étranglement médian laissant pressentir le chapeau.

Pourtant, même à cet âge, le développement est encore peu avancé. La seule différenciation est celle du voile. Sur des doubles colorations à l'hématoxyline et au rouge Congo on voit que toutes les parties profondes du jeune champignon se colorent en rouge vif alors que les hyphes périphériques, constituant le voile prennent une coloration violette ± noirâtre.

Ce voile est assez épais vers le sommet du primordium où il peut atteindre 1/4 à 1/2 mm. Il s'amincit progressivement vers la base où le champignon présente encore souvent sa plus grande largeur. Sa texture est plus lâche que celle de la partie centrale et ses hyphes restent distinctement binucléées.

Bientôt un étranglement de la partie axiale (celle qui se colore par le rouge Congo) qui se produit près du sommet, délimite le chapeau. Ce progrès dans la différenciation du carpophore n'est pas visible de l'extérieur, car le voile acquiert son maximum d'épaisseur, précisément à l'endroit de l'étranglement qu'il masque par suite complètement.

Les parties qui fixent le plus énergiquement l'hématoxyline sont à ce stade, le revêtement du chapeau et celui du stipe.

Dans le dernier stade étudié (1 cm. de haut) la marge piléique s'incurve fortement en-dessous, ménageant une cavité annulaire où se développeront ultérieurement les lamelles.

Les coupes tangentielles montrent en effet que la face inférieure du chapeau, qui est devenue fortement colorable par l'hématoxyline, est encore lisse ou à peine ondulée. Ce n'est que plus tard qu'elle se plissera progressivement pour former les feuillets. Pendant ce développement les hyphes ont changé de volume. Les plus grosses sont à la base du stipe; elles sont irrégulières, très pauvres en cytoplasme et contiennent quelques cristalloïdes; leur membrane est devenue très ferme et fixe énergiquement le rouge Congo.

Celles du voile,dans la région voisine de la chambre lamellaire, ont atteint 5 à 7 μ de diamètre; elles sont encore vivantes et binucléées; ce sont elles qui formeront la cortine du champignon adulte.

Les parties les plus colorables appartiennent au chapeau. Ce sont sa face inférieure (qui tapisse la chambre lamellaire) et sa face supérieure vers les bords. L'affinité de ces régions pour l'hématoxyline s'explique par le fait que les hyphes y étant en division active, sont de plus petite taille et partant plus nombreuses qu'ailleurs à volume égal.Or à cette multiplication des articles correspond une multiplication des noyaux et des callosités des cloisons transversales qui sont comme l'on sait très chromophiles.

Nous résumerons en quelques mots le développement de ce Cortinaire de la manière suivante :

A l'intérieur d'un voile général épais, précocement différencié, chapeau et stipe se forment simultanément.

Ce sont les lamelles qui se développent le plus tardivement par plissement de la face inférieure du chapeau dans une cavité annulaire.

Le groupe des Cortinaires étant très homogène nous nous

sommes contenté dans un but de vérification d'étudier une espèce bien différente dont la place est à l'autre extrémite du genre, l'*Hydrocybe diluta* Pers. et nous avons constaté un développement très semblable à celui de *Inoloma traganum* Fr. précédemment décrit.

## Tribu B. Pholiotés

Dans cette tribu encore fort mal connue nous n'examinerons que quelques espèces des genres suivants : *Tubaria*, *Galera*, *Bolbitius*, *Pluteolus*, *Naucoria* et *Rozites*.

### Tubaria Sm.

Le type de ce genre est le *T. pellucida* Bull.

Nous avons étudié deux stades jeunes de cette plante qui est très commune dans les bois des environs de Paris, pendant tout l'hiver lorsque la température est suffisamment douce. Nous les avons fixés au liquide chromo-osmique de Laguesse et colorés à l'hématoxyline et à la safranine.

Le plus jeune stade est une masse ovale d'à peine 1/2 mm. de hauteur dans laquelle on ne distingue encore aucun des organes du champignon adulte; les hyphes emmêlées sont à peu près toutes de même calibre (2-4 μ) mais les unes prennent une coloration noire intense uniforme alors que les autres se régressent aisément et montrent un cytoplasme dense; les cloisons transversales présentent de volumineuses callosités basophiles.

Au stade de 2 mm., chapeau et stipe sont bien différenciés et reliés par un voile annuliforme très marqué qui ferme la cavité annulaire où se développeront plus tard les lames.

Comme au stade précédent nous distinguons encore très bien deux sortes d'hyphes (1) même à un faible grossissement, à cause de leur affinité inégale pour les colorants : les unes paraissent

1. Cette distinction est intéressante car Fayod (52) a caractérisé sa tribu des Tubariés par le thalle homomorphe c'est-à-dire composé d'une seule sorte d'éléments.

complètement vides de cytoplasme(ce sont sans doute les hyphes fondamentales) alors que les autres ont un contenu granuleux qui se colore en noir (hyphes connectives).

Le voile partiel est formé exclusivement, ou à peu près de filaments de cette dernière catégorie. Quant à l'hyménium, qui sur les coupes tangentielles se montre encore uni, il semble bien qu'on puisse y faire la même distinction que dans les autres parties du carpophore : il est formé en grande partie d'articles superficiels vides entre lesquels se glissent les hyphes fertiles à contenu cytoplasmique assez abondant.

Nous avons étudié l'hyménium de *Tubaria pellucida* fixé au liquide de Regaud et, l'évolution des basides étant normale, nous nous contenterons de dire que la spore est 1-2 nucléée. L'observation vitale que nous avions faite des spores tombées (donc mûres) nous avait montré un contenu finement granuleux avec deux noyaux contigus; leur membrane jaunâtre est presque mince et se froisse dans les préparations montées au baume du matériel fixé et inclus.

### **Galera** Fr.

Les deux sections créées par Fries (55) ont été élevées au rang de genre par Fayod (52). Comme la distinction est aisée au point de vue anatomique nous adoptons les dénominations de ce dernier auteur.

A) **Les Conocybe**. — Outre les caractères indiqués par Fayod, nous signalerons que les spores sont presque constamment lisses.

Certains auteurs ont fait des poils d'arête capités par un bouton apical globuleux pédiculé un caractère de la section (par exemple : Ricken, Kauffmann).

Nos observations nous ont montré qu'il y a au moins deux *Conocybe* dont les poils d'arête n'ont pas cette forme. Comme il est à peu près impossible de déterminer un *Galera* d'après les figures des auteurs, nous les décrirons comme nouveaux.

*Galera aberrans* n. sp.

« Chapeau (6-14 mm.) campanulé conique, obtus, ocre fauve, strié jusqu'à la moitié de sa hauteur, à surface mate et poudreuse.

Lames (20 grandes lames avec 3 lamellules) ascendantes presque libres, ocracées.

Stipe (1,5-2 cm. × 1 mm.) à peine renflé en bas, blanc et entièrement poudré, étroitement fistuleux et blanc dedans.

Spore jaune s. l. ellipsoïde pruniforme, lisse avec pore, 10-11 × 6 μ.

Basides clavées piriformes 22-24 × 10 μ à 4 stérigmates.

Revêtement piléique à cellules clavées dressées, à pédicule coloré en jaune brun, entremêlées de poils saillants analogues à ceux de l'arête des lamelles. Ces derniers sont ventrus en bas et coniquement atténués dans leur partie supérieure (non capités !) Trame des lames en grande partie subcelluleuse.

Trouvé en Savoie sur des fragments de charbon de bois à la lisière d'un bois de mélèzes. »

*Galera coprophila* n. sp.

« Chapeau atteignant jusqu'à 3 cm. hémisphérique ou campanulé hémisphérique obtus, opaque, crème ocre ou ocre clair, un peu lubrifié en temps pluvieux,

Chair molle à odeur faible.

Lames peu serrées (18 grandes lames avec 7 lamellules dont les extérieures sont très petites) ocre fauve, assez larges, ascendantes adnées.

Stipe (3-4 cm. × 2-2,5 mm.) subégal à base ± renflée ou bulbeuse, entièrement blanc, rayé sillonné et villeux pruineux sur une grande longueur, mou et fistuleux.

Spore jaune doré s. l.

ellipsoïde 13 × 7 μ avec pore.

Basides tétrasporiques.

Poils d'arête atypiques, à base ventrue, à sommet atténué piliforme (non capité !)

Revêtement piléique hyméniforme avec des poils saillants gélifiés en temps humide. Assez fréquent en Savoie sur les crottins de mulet et les bouses de vache dans les pâturages, etc. »

Parmi les espèces dont les poils d'arête sont capités nous proposerons comme nouveau à cause de ses spores le petit *Galera laricina* dont voici la description.

« Chapeau (5 mm.) à peu près plan discoïde et submamelonné, strié, fauve avec le mamelon brun obscur, presque noirâtre, à surface sèche et pruineuse.

Lames serrées (grandes lames 17, lamellules 3) fauve ocre, ventrues, sublibres.

Stipe (10-15 mm. × 2/3 mm.) subfiliforme, bulbilleux, hyalin jaunâtre en haut, fauvâtre vers le milieu et brun roux presque noirâtre, dans le bas, entièrement poudré à l'œil nu (même le bulbille).

Spore pruniforme presque en amande, avec pore papilleux et pâle et membrane finement ponctuée dans l'eau et dans la potasse (paraissant lisse avec un objectif à sec) de 6-7 × 3,8-4 μ.

Basides tétrasporiques. Trame, revêtement du chapeau et poils d'arête comme chez les Conocybe typiques, spécialement les poils d'arête capités.

Parmi les aiguilles, en grandes troupes dans les bois de mélèzes. »

Enfin nous signalerons comme espèce intéressante le *Galera plicatella* Peck, espèce assez commune chez nous dans l'herbe au bord des chemins à Sénart, Boissy etc... reconnaissable à son chapeau sillonné puis fendu strié lorsqu'il s'étale comme celui des *Bolbitius*. C'est le *Bolbitius luteolus* de Ricken dont ce dernier dit « *Hat ebenfalls die Haltung einer Galera, aber Hutrand spaltend gerieft* (1) » et qui n'est pas rare non plus en Allemagne.

Cette espèce appartient certainement au groupe *Conocybe*. Kauffmann (71) en a d'ailleurs décrit la trame en des termes qui ne laissent aucun doute à cet égard: « *the trama of the gills is composed of large, vesicular subhymenial cells, between which runs a narrow layer of axillary, slender parallel hyphæ* (2) » ce

1. C'est-à-dire « a le port d'un *Galera*, mais marge piléique striée fendue »
2. C'est-à-dire « la trame des lames est composée de grosses cellules subhy-

qui ne l'empêche pas de ranger *G. plicatella* dans la section *Bryogeni*.

Nous avons vérifié cette structure et nous ajouterons que le revêtement du chapeau est typiquement hyméniforme. La spore de 7-8-9 × 4-6-6,5 μ présente un pore germinatif et les poils d'arête sont atténués ou filiformes, parfois clavulés, mais jamais capités.

Hormis ces espèces caracteristiques nous avons étudié un grand nombre de formes indéterminables qui diffèrent par la gracilité, la taille très variée des spores, les basides bi ou tétrasporiques, etc...

*b)* **Les vrais Galera.** — Ce sont ceux de la section *Bryogeni*, ou *Galera* au sens restreint de Fayod.

Les espèces sont très semblables les unes aux autres et les caractères distinctifs résident surtout dans les spores, basides et cystides.

Les spores présentent d'après nos observations, une forme particulière chez les espèces typiques, forme que l'on saisit plus facilement sur le matériel sec traité par l'ammoniaque.

Leur profil est généralement amygdaloïde et la membrane présente de fines ponctuations ou des rugosités irrégulières qui sont souvent presque invisibles sur le frais même avec un bon objectif. Mais le caractère important consiste en une plage lisse à contour suborbiculaire bien arrêté, qui occupe la base de la partie dorsale de la spore, au-dessus du hile. Cette plage est souvent déprimée et la spore paraît alors échancrée de profil (fig. 31-A).

Elle existe en particulier chez *Galera hypnorum*, *vittæformis*, *triscopa*. Le *Galera aquatilis* présente par contre une spore grénelée immédiatement au-dessus du hile. Le *Galera mycenopsis* (1) a une spore lisse.

Enfin nous signalerons l'espèce nouvelle suivante dont la

méniales vésiculeuses, entre lesquelles court une couche axillaire étroite d'hyphes parallèles grêles ».

1. Cette espèce étant prise au sens de Ricken (111).

spore est toute particulière (fig. 31 B) *Galera calyptrospora* n. sp.

« Chapeau (10 mm.) conique, striolé translucide, brun jaune, tout couvert d'un voile aranéofibrilleux évident, cortiné aux bords; chair ténue.

Lames subespacées (11 grandes lames avec 3 lamellules) jaune brun, ascendantes puis horizontales.

Stipe (15 × 2/3-1 mm.) égal mais flexueux, subconcolore, d'abord aranéolaineux par la cortine puis glabrescent à base un peu brune.




**Fig. 31. — Spores (Gr = 1.300/1).**
**A.** ***Galera mniophila*** **Lasch.**
**B.** ***Galera calyptrospora*** **n. sp.**
***s*** **: silhouette,** ***p*** **: profil,** ***pl*** **: plage lisse,** ***c*** **: coiffe :**

Spores en amande 12-13 × 7-7,5 μ à paroi épaissie, sans pore, lisses dans l'eau. Basides nettement clavées 30-34 × 10-12 μ tétrasporiques.

Arête des lames hétéromorphe par des poils ventrus en bas, à sommet cylindracé ou un peu clavulé, arrondi obtus. Pas de

cystides. Trame régulière à hyphes trapues avec sous hyménium mince mais bien net, celluleux.

Chair très nettement hétéromorphe à éléments courts et renflés, ceux du revêtement non différents.

Dans la mousse humide ou sur l'humus des talus en forêt (Savoie).

Les spores paraissent lisses, aussi dans l'ammoniaque et présentent à chacune de leurs extrémités une coiffe membraneuse; c'est surtout celle de la région basilaire de la spore qui est la mieux développée (voy. fig. 31-B). C'est là un caractère extrêmement net, bien visible même avec un objectif à sec (nº 7 de Nachet par exemple). »

On ne connaît guère les caractères cytologiques des *Galera*; l'observation sur le vivant des spores des *Galera* et des *Conocybe* nous a montré que celles-ci sont binucléées; chez *Galera hypnorum* elles renferment un grand nombre de fines gouttelettes huileuses.

## **Bolbitius** Fr. **Pluteolus** Fr.

Ces deux genres sont extrêmement voisins l'un de l'autre et Ricken (111) les a réunis sous le nom de *Bolbitius*, au voisinage des Coprins. Nous ne discuterons pas longtemps cette place dans la classification car jusqu'ici on ne connaît pas le développement des lamelles des *Bolbitius* et l'on sait que les Coprins ont un développement particulier; les feuillets apparaissent d'emblée comme des cloisons verticales dans le primordium et non par un plissement progressif de la surface inférieure du chapeau comme cela a lieu dans la majorité des Agaricacés.

Nous avons étudié anatomiquement deux espèces : *Bolbitius titubans* et *Pluteolus reticulatus*.

1º *Bolbitius titubans* Bull.

« Spores ellipsoïdes (11,5)-12-13 × (7)-7,5-8 μ avec un pore germinatif évident et tronqué.

Basides en massue, exagérément renflées dans leur partie

supérieure 30-34 × 13-15 μ à 4 stérigmates, séparées par des pseudoparaphyses subglobuleuses.

(On trouve des basides à des états de développement très variés sur le même exemplaire ce qui nous montre que bien qu'il s'agisse d'une espèce fugace le développement est moins rapide que celui des Coprins).

Pas de cystides mais l'arête des lames montre des cellules stériles versiformes.

Trame régulière avec subhyménium peu distinct.

Chair piléique celluleuse dans le sinus des lames. Revêtement visqueux consistant en cellules claviformes dressées mesurant par exemple 40 × 13 μ à vacuoles pleines d'un suc jaune, recouvertes de filaments enchevêtrées de 4-6 μ de diamètre. »

2° *Pluteolus reticulatus* Pers.

« Spores ellipsoïdes 9-11-12-(13) × 5-6 μ avec pore, à contenu binucléé.

Basides courtement clavées 20 × 9 μ à 2 stérigmates (Vu en-dessus l'hyménium n'est pas disjoint comme celui des Coprins et du *Bolbitius titubans*. Il y a bien en effet quelques pseudoparaphyses vésiculeuses, mais elles sont petites et dépassées par les basides, de sorte qu'elles sont invisibles si l'on observe l'hyménium de face.)

Pas de cystides mais l'arête des feuillets présente des poils cylindriques obtus. Trame régulière à éléments cylindriques volumineux (mesurant par exemple 180 × 22 μ).

Sous hyménium bien distinct, typiquement celluleux.

Revêtement du chapeau formé de cellules arrondies de 16-18 μ de diamètre (vu par dessus) colorées en violet et d'hyphes dressées, rameuses, gélifiées, également violacées, longuement saillantes, au-dessus la cuticule celluleuse. »

Nous pouvons conclure que la structure dans ces deux espèces est la même dans les grandes lignes ; il n'y a même pas de différence sérieuse dans l'habitat bien que *Bolbitius titubans* soit ordinairement une plante des pelouses alors que *Pluteolus reti-*

*culatus* est plutôt lignicole, car nous avons récolté les deux espèces côte à côte sur les débris d'une souche très pourrie

**Naucoria** Fr.

Le genre *Naucoria* tel qu'on l'admet encore de nos jours est bien connu pour son hétérogénéité. Nous n'avons pas la prétention de le pulvériser étant donné que le nombre d'espèces que nous connaissons bien est nettement insuffisant ; nous proposerons pourtant d'en séparer, pour les grouper sous le nom générique *Alnicola* les espèces qui rentrent dans la définition suivante :

**Alnicola** nov. gen.

« Petites espèces grêles, à spores ventrues, en amande ou en fuseau, à paroi jaune épaissie et grenelée ponctuée avec le sommet atténué et à membrane souvent amincie mais sans pore germinatif. »

Ce sont des plantes le plus souvent particulières aux buissons d'aulnes, faciles à distinguer des *Galera*, par leur port. Les spores ont des dimensions peu variables 9-12 × 5-7 μ en moyenne.

L'arête des lames est hétéromorphe par des poils stériles mais nous n'avons pas vu de cystides ; les basides tetrasporiques sont saillantes et mesurent de 25 à 30 μ ; la trame des feuillets est régulière à éléments gros ou courts avec sous hyménium mince ± celluleux.

Le revêtement du chapeau est formé d'hyphes renflées et courtes, parfois même globuleuses. Le tableau suivant résume brièvement les caractères distinctifs des espèces que nous avons observées :

1 { Poils de l'arête des lames claviformes à sommet arrondi très obtus. Revêtement du chapeau à cellules sphériques ou piriformes (de 30-40 μ de diamètre). Spore à membrane paraissant double sauf au sommet ; espèce entièrement brun fauve. . . . . . . . *submelinoïdes* n. sp.
Poils d'arête à sommet atténué en pointe . . . . . . 2

2 { Chapeau blanchâtre ou jaunâtre clair fibrillotomenteux ou peluché avec une cortine blanche abondante chez les jeunes. . . . . . . . *luteolofibrillosa* n. sp.
Chapeau plus foncé, non cortiné. . . . . . . . . . . 3

3 { Chapeau brun rouge foncé sous une pruine floconneuse et blanche puis brun rouge et pruineux. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *badia* n. sp
Chapeau brunâtre . . . . . . . . . *melinoides* Fries.

Il nous est impossible de décrire ici les caractères particuliers à chaque espèce et il nous suffira d'avoir délimité ce groupe qui nous paraît fort naturel et dont les espèces se reconnaissent au premier abord avec un peu d'habitude et d'avoir indiqué dans leur grandes lignes les variations des caractères qu'on y observe; nous décrirons ailleurs en détail les espèces en question.

**Rozites** Karst. (fig. 32).

Ce genre ne comprend chez nous qu'une espèce *R. caperatus* démembrée du genre *Pholiota* par Karsten (1881). On a essayé de faire rentrer dans les *Rozites* le *Pholiota spectabilis* probablement à cause de ses spores verruqueuses; c'est à notre avis une erreur et cette dernière plante est une véritable Flammule du groupe *Sapinei* dont elle ne diffère que par l'anneau.

Nous avons étudié partiellement le développement du *Rozites caperatus* sur des exemplaires récoltés en Savoie dans la mousse des pessières et fixés sur place au picroformol.

Un stade de 2 mm. de haut est une masse globuleuse dans laquelle on ne distingue de l'extérieur aucune différenciation; mais sur les coupes colorées on voit que les parties les plus chromophiles du primordium sont localisées à l'extrême sommet de ce dernier où une calotte plus colorée représente les rudiments du chapeau; à l'intérieur de celui-ci on distingue déjà un ruban circulaire fixant l'hématoxyline d'une manière encore plus énergique et qui représente l'origine de l'hyménophore.

Les hyphes sont partout emmêlées, même dans le stipe, et

les coupes tangentielles montrent que le ruban d'origine des lamelles est parfaitement continu.

Quand le primordium atteint 4 mm. de haut on commence, de l'extérieur à entrevoir le chapeau; le stipe encore presque

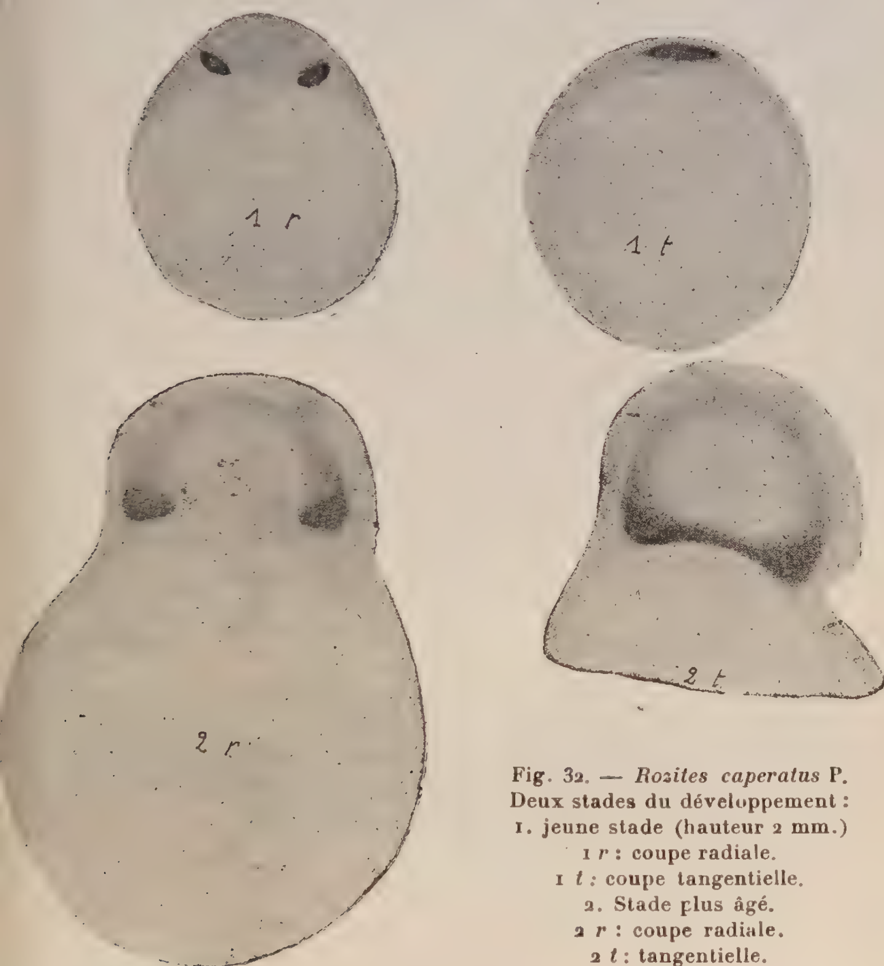



Fig. 32. — *Rozites caperatus* P.
Deux stades du développement :
1. jeune stade (hauteur 2 mm.)
1 *r* : coupe radiale.
1 *t* : coupe tangentielle.
2. Stade plus âgé.
2 *r* : coupe radiale.
2 *t* : tangentielle.

sphérique occupe la majeure partie du volume total du champignon; la région chromophile qui constitue la couche piléogène s'écarte de la surface dont elle est maintenant séparée par le voile

général dont les hyphes binucléées contiennent un grand nombre de granulations basophiles de petite taille; la texture de la chair du stipe devient plus lâche contre la face inférieure de l'anneau hyménial qui est encore unie, mais il n'y a pas à proprement parler de chambre lamellaire.

Un stade de 10 mm. est encore subglobuleux et montre toujours la prédominance évidente du pied dont la texture est encore emmêlée. Le chapeau se distingue bien du voile dans sa partie marginale grâce à la structure très dense de son revêtement; sur le disque, par contre, la limite entre le voile et le pileus n'est pas très nette.

Les lames sont bien développées à ce stade et adhèrent au voile partiel par toute la longueur de leur arête, de sorte qu'il n'y a pas encore de chambre lamellaire; il est infiniment probable que les feuillets proviennent du plissement de la face inférieure de l'anneau hyménial mais nous ne pouvons l'affirmer d'une manière certaine par suite d'un accident qui a malheureusement amené la destruction de tous nos stades intermédiaires; toutefois le fait qu'au stade de 10 mm. de diamètre on trouve entre deux lames voisines des hyphes du voile partiel qui sont souvent couchées à la surface du futur hyménium fortifie l'hypothèse du plissement; en effet comme il n'y a pas de chambre lamellaire et que les hyphes du voile partiel adhèrent par suite à la face inférieure de l'anneau hyménial, il est logique d'admettre que si celle-ci vient à se plisser, elles seront entraînées avec elle.

## *X. — SÉRIE DES COPRINS*

Nous distinguerons 3 tribus.

- spore violacée ou purpurine sous le microscope; lames nuageuses. . . . . . . . . . . . *Ianthinosporés*
- Spore brune ou noire
  - chapeau lisse ou strié par transparence. . *Pratellés*
  - chapeau profondément sillonné ou fendu sur le dos des lames au moins chez l'adulte . . *Coprinés*

### Tribu A. Ianthinosporés

Ce groupe qui répond aux *Nématolomés* de Fayod, réunit tous les agarics à spores violettes c. a. d. les genres *Nematoloma*, *Stropharia*, *Deconica* qui sont mésopodes et le petit genre *Melanotus* pleuropode et épiphyte.

Nous avons ajouté à la définition de cette tribu le caractère des lames nuageuses qui a été fort bien étudié par Buller (36) et et que nous avons observé en particulier chez tous les *Nematoloma* que nous connaissons (7 espèces), chez les *Stropharia*, *æruginosa*, *semiglobata*, *merdaria*, *squamosa* et une espèce indéterminée différant de *semiglobata* par les basides bisporiques, et chez les *Deconica*.

Pour ce qui est des **Nematoloma** Karst. nous dirons que le *Psilocybe ericæa* (au sens de Ricken) doit être considéré comme un Nematolome non cortiné.

Pour les **Stropharia** nous montrons par les caractères anatomiques ci-après que *Stropharia Caput-Medusæ* (= *caryophyllacea* Britz.) que certains auteurs ont déjà rangé à cause des caractères macroscopiques dans le genre *Hypholoma* appartient bien à la tribu suivante :

« Spore brun rouge sous le microscope, ellipsoïde allongée 10-12 × 4,5-5,5 μ avec un apicule oblique très marqué, une paroi épaissie mais pas de pore distinct.

Basides un peu claviformes 30-34 × 8-9 μ émergentes avec pseudoparaphyses en massue.

Cystides faciales ventrues 60 × 20 μ pédiculées, obtuses à parois minces.

Trame régulière à grosses hyphes (22 μ de diamètre par exemple) allongées avec sous hyménium mince, cellulorameux.

Revêtement du chapeau celluleux, formant un pseudoparenchyme de 80 μ d'épaisseur environ qui passe progressivement à une chair emmêlée à hyphes de 20 μ de diamètre. »

Les **Deconica** Sm. diffèrent surtout des *Stropharia* par le

voile annuliforme peu net et la petite taille des éléments hyméniens. Forquignon (*Bull. Soc. Myc.* 1886) a montré qu'il y a une grande ressemblance entre *Tubaria inquilina* et les *Deconica physaloides* et *bullacea*; d'après nos observations les caractères anatomiques sont presque les mêmes et *Tubaria inquilina* doit rentrer dans le genre *Deconica.*

**Melanotus** Pat.

Ce genre établi par Patouillard pour le *M. bambusinus* Pat. du Tonkin est d'après son auteur un *Crepidotus* dont les spores pouprées présentent un pore apical. Voici d'ailleurs ses caractères d'après l'*Essai taxonomique* (1900).

« Chapeau charnu, sessile dimidié. Lames rayonnantes, inégales, pourprées. Spores ovoïdes, lisses, pourprées, munies d'un pore germinatif. Espèces lignicoles. »

Or nous récoltons chaque année au Bois de Vincennes, sur les chaumes fanés des Graminées un petit agaric que nous avons fini par déterminer comme *Crepidotus Phillipsi* B. et Br. et qui n'est pas mal figuré dans les « *Illustrations of British fungi* » de Cooke.

C'est très probablement la même plante qu'a décrit et figuré Patouillard dans ses *Tabulæ* sous le nom de *Naucoria graminicola* Nees (1).

En voici une diagnose établie d'après nos observations :

« Chapeau (4-10 mm.) campanulé à marge incurvée puis s'étalant ± et alors en général, réniforme, cannelle, opaque par un tomentum villeux qui le recouvre au début, puis après les pluies strié sillonné, avec la surface gélatineuse vernissée.

Chair tenue, tendre, diaphane, marcescente.

Lames (13 à 15 grandes lames avec de nombreuses lamellules; jusqu'à 15) serrées, ténues, cannelle, moyennement larges, adnées.

Stipe (1-3 mm. × 0,5 mm.) souvent central au début, mais

1. Cette espèce n'est pas bien définie et ne paraît pas correspondre à nos récoltes.

le plus souvent excentré et courbé chez l'adulte, brun fauve, ± fibrilleux aranéeux, surtout au début, avec la base villeuse.

Spore très pâle s. l, d'un brunâtre un peu purpuracé, et non jaune.

Ellipsoïde pruniforme 6 × 3,7 μ à sommet un peu atténué, poré, à membrane lisse.

Basides tétrasporiques.

Arête couverte de poils incolores de 20 × 2 μ.

Sous hyménium très nettement celluleux vésiculeux à éléments très gros par rapport aux basides.

Chair du chapeau gélatineuse dans sa partie supérieure, à hyphes grêles (2-2,5 μ de diamètre) irrégulières, bouclées, redressées et ± branchues; celles du centre du pileus sont exactement verticales, plus longues et à peu près simples.

Vers le dos des lames la chair devient bien nettement celluleuse.

Enfin à la surface du chapeau se trouvent des hyphes non gélifiées, jaunâtres, cylindracées de 4-5 μ de diamètre à grosses boucles, qui forment la villosité.

En juin et juillet sur les chaumes fanés au Bois de Vincennes. Répandu, mais difficile à voir. »

Cette plante nous paraît être un *Melanotus*. Bien qu'elle soit ténue membraneuse et non charnue, sa spore pourpree et porée trahit sa place.

Quelles sont ses affinités? Elle sont restées longtemps insoupçonnées pour nous, car vues avec un objectif à sec ordinaire, les spores nous paraissaient à peu près incolores et même un peu jaunâtres. Ce n'est qu'avec un bon objectif à immersion apochromatique qu'on peut juger de leur couleur exacte.

Or,il est une espèce qui vient dans les mêmes conditions sur les graminées fanées dont la spore est aussi très pâle violetée: c'est le *Tubaria inquilina*. Ce dernier n'a d'ailleurs rien à voir avec les *Tubaria pellucida* et *furfuracea* à côté desquels on l'a rangé; voici quelques uns de ses caractères :

« Spores gris fucescent en masse, très pâles, mais un peu viola-

cées sous le microscope, en amande 9-11 × 5-6 μ avec le sommet indistinctement poré.

Basides plutôt cylindracées 23-29 × 7 μ à moitié saillantes au milieu des pseudoparaphyses, à 4 stérigmates.

Poils d'arête à base ventrue, à sommet attenué en poil; pas de cystides.

Revêtement du chapeau gélifié. »

Le principal caractère distinctif entre *Tubaria inquilina* et *Crepidotus Phillipsi* réside dans la stipe central et allongé (2-3 cm.) chez la première espèce, excentré et peu développé (1-3 mm.) chez la seconde. C'est pourquoi nous proposons de rapprocher ces deux plantes au voisinage des *Melanotus*.

Enfin par l'intermédiaire de *Tubaria inquilina* dont les lames sont largement adnées, en quart de cercle ou subtriangulaires nous passons aux *Deconica* tels que *D. atrorufa* et *D. physaloïdes*, comme nous l'expliquions plus haut.

### Tribu B. Pratellés

Alors que la tribu précédente comprend des espèces à couleur souvent assez vive, les plantes de la tribu des *Pratellés* sont d'une teinte sombre et uniforme s'écartant peu du gris brun pour le chapeau qui est hygrophane et du blanc pur pour le stipe qui est fragile.

Nous avons étudié d'une manière très spéciale une cinquantaine de formes de cette tribu, dont malheureusement la plupart restent indéterminables et nous arrivons à la conclusion que, hormis les spores et parfois les cystides les caractères anatomiques sont ici inutilisables pour la séparation des genres.

Après avoir écarté les *Panæolus* bien caractérisés par leur lames nuageuses et leur stipe souvent coloré, et les *Lacrymaria* aberrants par leur spore verruqueuse, on distingue ± nettement deux groupes; le premier reconnaissable à sa spore brune ou noire opaque sous le microscope, régulièrement elliptique et de grande taille ( la longueur dépassant 10 μ) avec un pore pâle évident;

le second aux caractères opposés c. à. d. d'un brun translucide sous le microscope plus petite que 10 μ.

Dans le premier groupe nous signalerons un caractère qui permet de reconnaître facilement le *Psathyrella subatrata* Batsch; le voile général de cette espèce est formé de poils fauve doré à parois épaisses; il est d'ailleurs extrêmement fugace et ne peut être décelé sur l'adulte qu'au moyen du microscope sous forme de filaments très longs (par exemple 300 × 4-6 μ) et jaunes

C'est très probablement ce voile anormalement persistant qu'a décrit R. Benoist dans son *Psathyrella circellatipes* qui nous semble synonyme de *Ps. subatrata.* Nous avons retrouvé un voile de même nature chez un Coprin du groupe *plicatilis*, le *Coprinus crenatus* Ricken (non alior); or il est intéressant de remarquer que *Ps. subatrata* se rapproche de ces Coprins par ses lames très minces montrant des basides séparées par des pseudoparaphyses ovoïdes très distinctes, et par le revêtement de son chapeau qui est plus parfaitement hyméniforme que chez les *Psathyrella* affines. Une étude du développement des lamelles dans ces deux groupes : *Psathyrella* et *Coprinus marcescents* nous paraît s'imposer.

Nous avons fait l'étude cytologique du *Psathyra pennata* (Q. non Ricken !) fixé au liquide de Benda, qui ne noircit pas d'une manière sensible les basides de cette espèce : (pl. IV fig. 6 à 18).

Les basides les plus âgées (celles qui portent des stérigmates) ont une origine bien plus profonde que les autres éléments hyméniens, les pseudoparaphyses notamment; le cytoplasme des basides présente des granulations irrégulières et basophiles; sur les préparations surcolorées on voit qu'il a une structure réticulée; les mitoses sont exactement apicotransverses et, la première du moins semble bien ne montrer que deux chromosomes; la baside évolue normalement et au moment de la formation des stérigmates il apparaît dans le cytoplasme des différenciations filamenteuses plus colorables que le fond.

Les pseudoparaphyses montrent deux grandes vacuoles séparées par un pont médian de protoplasme renfermant deux

noyaux; il n'y a pas de cystides, mais les poils d'arête sont binucléés.

Les hyphes de la trame et surtout les subhyméniales possèdent de nombreuses callosités basophiles; elles sont à peu près vides de cytoplasme et dans la mince couche pariétale se trouvent des granules chromophiles; on revoit ces granules (ou des bâtonnets) contre la paroi des hyphes de la chair piléique, mais ils sont surtout abondants dans la cuticule. Enfin on trouve dans certains filaments du chapeau des cristalloïdes basophiles à coupe optique losangique ou hexagonale.

## **Panæolus** Fr.

Nous avons étudié le développement d'une forme voisine de *Panæolus campanulatus* sur des exemplaires récoltés sur la terre fumée de notre jardin, et fixés sur place au liquide de Regaud.

Un stade de 1/2 mm. à peine de hauteur est une masse subglobuleuse présentant à l'intérieur vers la moitié de sa hauteur une cavité annulaire où se développeront les lames.

Les hyphes sont partout $\pm$ emmêlées, un peu plus lâchement dans le chapeau que dans le stipe et paraissent toutes binucléées ; celles du stipe contiennent de fines granulations chromophiles qu'il est bien délicat d'interpréter, à cause de la petite taille des éléments et de leur feutrage dense.

Le voile général se distingue, surtout sur la partie supérieure du primordium à ses hyphes dressées $\pm$ claviformes dont le contenu est bourré de précipitations basophiles de toutes dimensions.

La surface qui donnera les lames se montre encore parfaitement unie sur les coupes tangentielles. Les sections radiales montrent qu'elle est concave, ce qui fait qu'elle ménage une cavité annulaire assez large. Ses hyphes tendent vers l'arrangement palissadique; les superficielles sont complètement vides et ne fixent pas l'hématoxyline, mais celles qui les surmontent immédiatement sont très chromophiles et forment sur

les coupes radiales deux croissants fortement colorés (fig. 33-1).

Un stade beaucoup plus âgé (2 mm. de haut) nous montre, bien

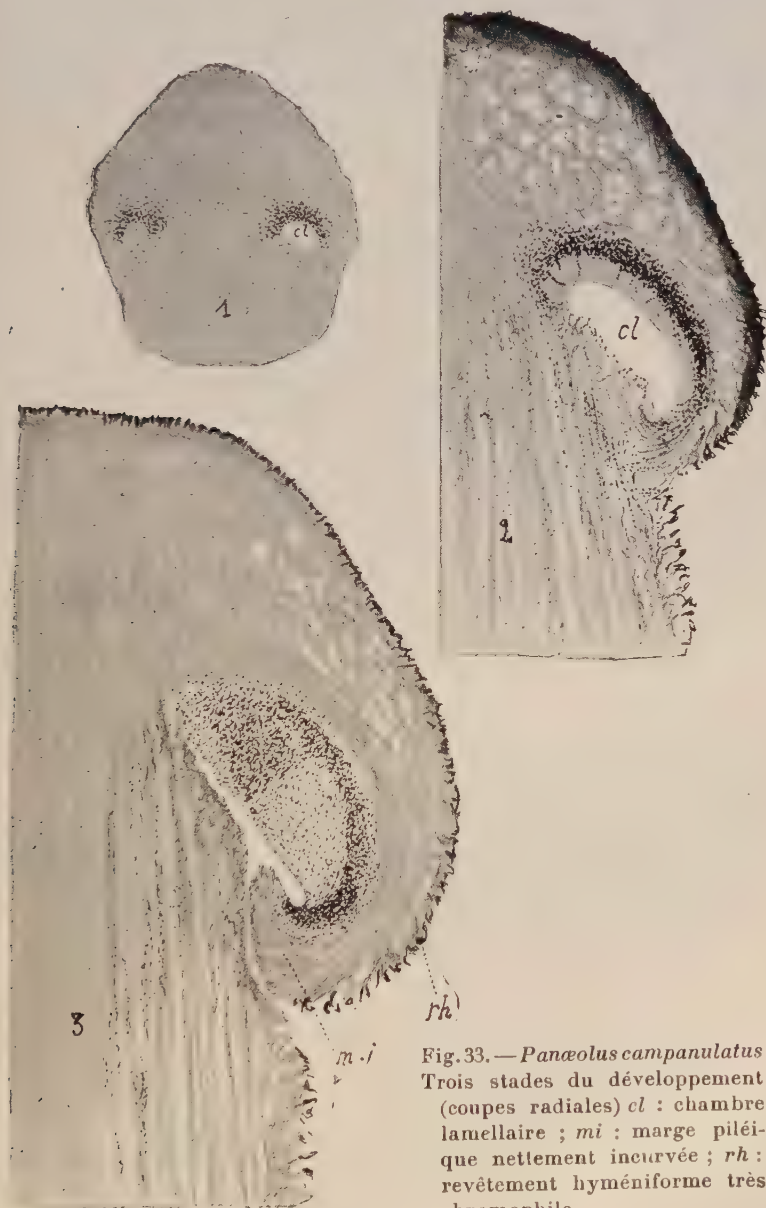



Fig. 33. — *Panæolus campanulatus*
Trois stades du développement (coupes radiales) *cl* : chambre lamellaire ; *mi* : marge piléique nettement incurvée ; *rh* : revêtement hyméniforme très chromophile.

séparés, tous les organes du champignon adulte. En particulier les lames se sont bien formées, mais nous ferons à leur sujet la même remarque que nous avons faite au stade précédent. Les coupes tangentielles montrent que la partie fortement colorable par suite de sa richesse en noyaux est la trame des feuillets; l'hyménium ou surface des lames ne fixe pas du tout l'hématoxyline; il semble que ses éléments soient dépourvus de cytoplasme et de noyaux. Il paraît probable que ces articles vides constituent les pseudoparaphyses de l'adulte, alors que les basides, dont l'origine est plus profonde, prendraient naissance d'hyphes subhyméniales qui se glisseraient entre les hyphes stériles pour atteindre la surface.

Cette opinion se fortifie du fait que dans nos coupes on voit quelques hyphes binucléées qui traversent effectivement toute la couche stérile à éléments vides (fig- 33-2).

La marge du chapeau s'incurve de plus en plus en dessous et sur un stade de 3 mm. de hauteur elle est franchement infléchie et ses hyphes grêles et binucléées remontent même sur la partie antérieure de l'arête des feuillets (fig. 33-3).

Le voile général devient de plus en plus colorable par l'hématoxyline à cause des précipitations innombrables et grossières que renferment ses éléments. Il forme sur le chapeau une cuticule hyméniforme et recouvre le stipe de poils dressés.

Les hyphes fondamentales du stipe contiennent maintenant un grand nombre de noyaux agglomérés.

En résumé chez *Panæolus campanulatus* les lames se forment par plissement d'une surface d'abord unie, à l'intérieur d'une cavité annulaire.

Ce développement est donc tout différent de celui des Coprins et le système de Fayod (52) qui consistait à grouper dans une même subtribu des *Panæoleæ* les *Panæolus* avec les Coprins à spores lenticulaires (genre *Lentispora* Fayod), pendant que le reste des Coprins à spore ovoïde-ellipsoïde était séparé dans la subtribu des *Coprinoideæ*, nous semble de plus en plus inadmissible.

Quelques espèces de *Panœolus* ont été étudiées anatomiquement par Godfrin (60). De notre côté nous avons étudié l'espèce que Ricken décrit et figure sous le nom de *P. accuminatus* Fr. Voici les résultats :

« Spores d'un noir opaque s. l., citriforme, comprimée 13,5-14 × 9.5 × 7,5-8 μ, avec pore.

Basides ovoïdes sphériques à cytoplasme abondant de 12-15 × 10,5-12 μ puis subcylindriques ou même subétranglées au milieu : 25 × 11 μ, saillantes, espacées par des paraphyses elliptiques ou ovales 15-16 × 9-11 μ (très distinctes des jeunes basides par la rareté du cytoplasme).

Arête hétéromorphe par des poils subbulbeux de 30-40 × 7 × 3 μ.

(On retrouve ces poils par endroits sur les faces des lames).

Trame régulière comme la chair du chapeau, formée d'hyphes grosses (15-18 μ de diamètre) et longues.

Sous hyménium mince, celluleux.

Revêtement du chapeau formé de deux couches de cellules rondes de 25-30 μ de diamètre, avec des cellules piriformes mêlées à d'autres qui sont nettement sessiles et même soudées latéralement avec les voisines.

Hypoderme peu net à hyphes seulement un peu moins grosses et moins régulières que celles de la chair. »

Enfin nous sommes porté à considérer comme *Panæolus* le *Psilocybe fœnisecii* Pers. que Fries a déjà signalé comme voisin à cause de son port et de ses lames maculées. On objectera que cette plante a des spores brunes verruqueuses qui l'éloignent des *Panæolus*. Mais nous ferons remarquer qu'elle est encore plus étrangère dans le groupe *Psilocybe* qui est déjà bien suffisamment hétérogène sans elle. Ce n'est donc pas une solution que de l'y laisser. Fayod (  ) a, il est vrai, résolu élégamment la question en détournant le genre *Psilocybe* de son acception primitive.

Quoiqu'il en soit voici les caractères anatomiques de *P. fœnisecii* Pers.

« Spore brune en masse, brun fauve clair sous le microscope, à contenu finement mais distinctement granuleux avec deux noyaux (sur le frais), à surface couverte de rugosités irrégulières, ellipsoïde subamygdalaire avec pore 16-17 (18) × 8,5-9,5 (10).

Basides cylindracées avec la base courtement atténuée, 30-35 × 12-14 μ saillantes (avec 4 stérigmates coniques, robustes) espacées par des pseudoparaphyses courtement clavées de 18 × 10 . Poils d'arête abondants, à base ventrue 45 × 10 × 5-6 μ, mais pas de cystides.

Trame régulière à grands éléments avec sous hyménium celluleux, distinct.

Revêtement du chapeau celluleux, mince, contenant des cellules en poire assez nombreuses.

Hypoderme non différencié. »

Spores mises à part, ces caractères sont bien ceux des vrais *Panœolus*, ce qui justifie notre opinion (comparez par exemple les caractères anatomiques décrits plus haut chez *P. accuminatus*)

Nous avons étudié cytologiquement *P. fœnisecii* sur des exemplaires fixés au liquide chromoosmique de Benda (pl. IV fig. 1 à 5).

Cette fixation permet de mettre en évidence dans le cytoplasme des basides et des spores, des différenciations filamenteuses ou granulaires qui retiennent l'hématoxyline et aussi des formations vésiculeuses.

L'évolution dans les basides aboutit comme dans la plupart des cas à 4 noyaux fils dont chacun passe dans une spore où il se divise immédiatement, de sorte que les spores mûres sont binucléées.

L'étude des spores est facilitée par l'inclusion qui sépare souvent les membranes en les brisant plus ou moins. On voit alors que : *La membrane des spores est double.*

*C'est la membrane externe qui est colorée en jaune et onduleuse*; elle paraît interrompue à l'endroit du pore germinatif.

La membrane interne est lisse et se colore en grisâtre ou gris violet par l'hématoxyline comme le contenu sporique;

contrairement à l'exospore elle ne présente pas de solution de continuité au sommet de la spore.

### Tribu C. Coprinés

Cette dernière tribu ne comprend que le genre *Coprinus* au sens large de Fries, qu'il est bien délicat de subdiviser tant il est naturel; nous indiquons ci-après quelques caractères anatomiques qui n'avaient pas été notés par Fayod.

1° *Origine des sillons du chapeau.* — Chez *Coprinus fimetarius*, si l'on étudie des échantillons jeunes, on s'aperçoit qu'au début le chapeau est seulement strié par transparence, mais non fendu; c'est ce que montre bien une coupe transversale telle que celle qui est représentée fig. 34; on y voit la chair piléique *c* entière et même au contraire plus épaisse sur le dos de certaines lames où elle présente souvent un pli saillant emboîté dans la fente *f* de la base du feuillet.

Chez *Coprinus radians*, bien que les jeunes exemplaires soient distinctement sillonnés, le chapeau n'est pas réellement fendu, car les coupes transversales nous montrent que chaque sillon est tapissé par une cuticule celluleuse monostrate évidente et ne correspond donc pas à une déchirure.

Les deux espèces précédentes possèdent sur l'adulte un voile général bien distinct du revêtement piléique et facilement séparable, qu'il soit fibrilleux (*Coprinus fimetarius*) ou celluleux (*Coprinus radians*).

Mais chez *Coprinus Hendersonii*, le voile floconneux vésiculeux n'est plus nettement distinct de la cuticule, ce que Fayod a exprimé par : « cuticule piléique celluleuse se détachant du pileus sous forme de débris furfuracés lors de l'expansion de celui-ci » et l'examen anatomique montre qu'il y a réellement une fente, une déchirure radiale du chapeau sur le dos de chaque lame lors de l'épanouissement.

Il y aurait peut-être là des faits intéressants pour la systé-

matique; malheureusement nous ne possédons encore que peu de données à ce sujet, notre attention n'y ayant été attirée que tardivement.

2° *Structure du voile.* — Nos observations nous ont montré que la structure du voile général peut varier dans la même espèce dans des limites assez considérables.

On sait, en effet, que chez *Coprinus disseminatus* le revêtement du chapeau présente des poils dressés au milieu des autres cellules cuticulaires; il y a des cas où l'on trouve mêlées à ces poils des vésicules sphériques en nombre variable et nous avons récolté sur les souches du marais de Sucy Bonneuil, des exemplaires de la même espèce dont le chapeau granuleux floconneux était souvent dépourvu de poils (sauf du bord). Il semble donc que, chez cette plante du moins, la structure du voile général puisse varier d'une façon continue depuis la structure pileuse jusqu'à la structure franchement celluleuse.

Les Coprins sont généralement assez difficiles à déterminer; nos récoltes nous permettent d'ajouter à la flore française les *Coprinus volvaceominimus* Crossland, *C. bisporus* Buller, *C. miser* Lange, *C. insignis* Pk.

La première de ces plantes est une miniature de *C. Hendersonii* dont le voile annuliforme du stipe, au lieu d'être entraîné par le chapeau lors de l'élongation du pied reste à la base de ce dernier sous forme de volve. Il y a une autre forme, le *C. cordisporus* Gibbson, qui n'est pas rare chez nous, mais déterminée, peut être comme *C. papillatus* et qui forme avec *C. Hendersonii* et *volvaceominimus* (dont elle diffère par l'absence d'anneau ou de volve) un groupe naturel, bien que la systématique actuelle les éparpille dans tous les coins du genre *Coprinus*.

Le *C. bisporus* n'est qu'une des nombreuses formes de *C. ephemerus* très commune sur les fumiers.

Le *C. miser* est la plante figurée par Ricken sous le nom de *subtilis* (1).

1. Les spores sont en réalité lenticulaires chez *C. miser* et le dessin de Ricken qui les montre elliptiques représente sans doute la vue de profil.

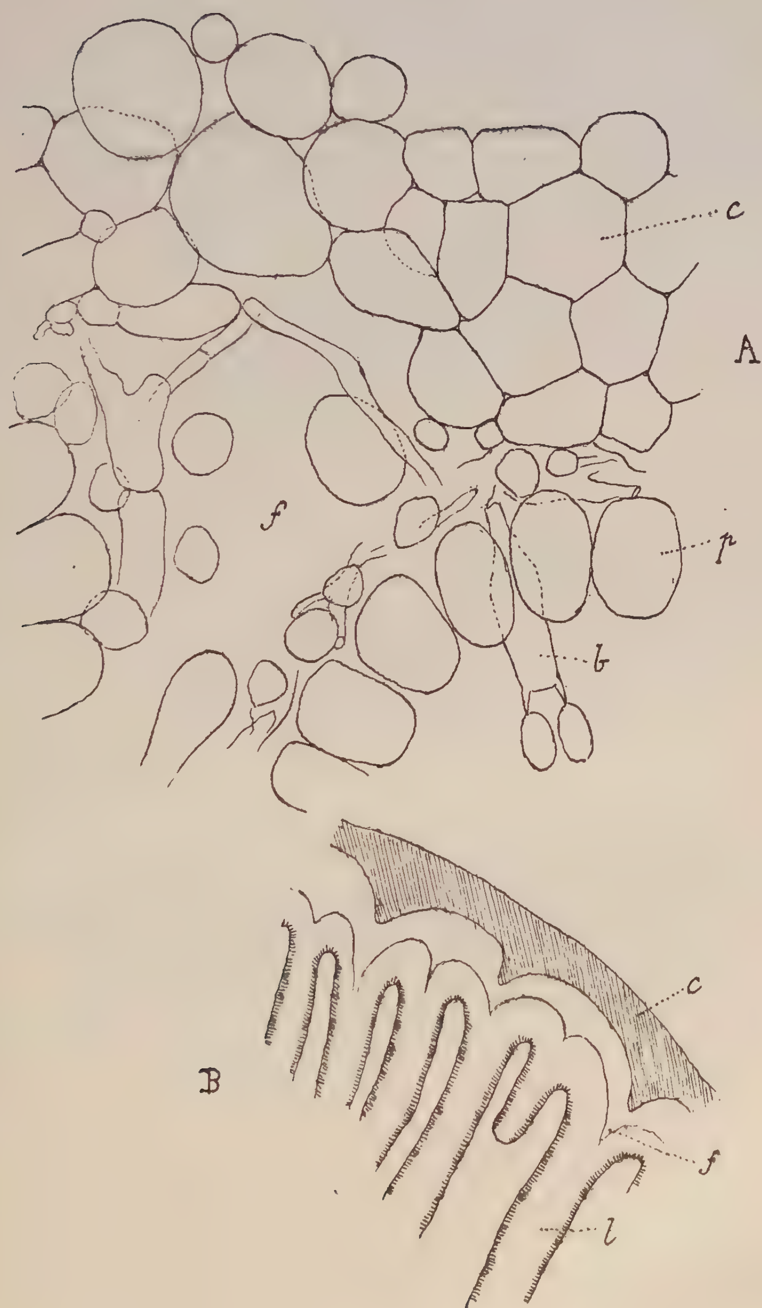



Fig. 34. — *Coprinus fimetarius* L.

Coupes tangentielles dans un jeune chapeau de cette espèce, montrant la chair piléique : *c* la fente qui se produit sur le dos *f*, des lames *l*; *p* : pseudoparaphyse ; *b* : baside ; A. (Gr. 500/1); B (Gr. 50/1); cette dernière figure est demi-schématique.

Le *C. insignis* signalé jadis par Fayod (52) au bois de Boulogne et non mentionné depuis,a été trouvé communément au bois de Vincennes et à Fontainebleau. Distingué par sa spore épineuse, il ressemble beaucoup à *C. atramentarius*, mais se reconnaît facilement à l'œil nu par son voile général à fibrilles argentées apprimées.

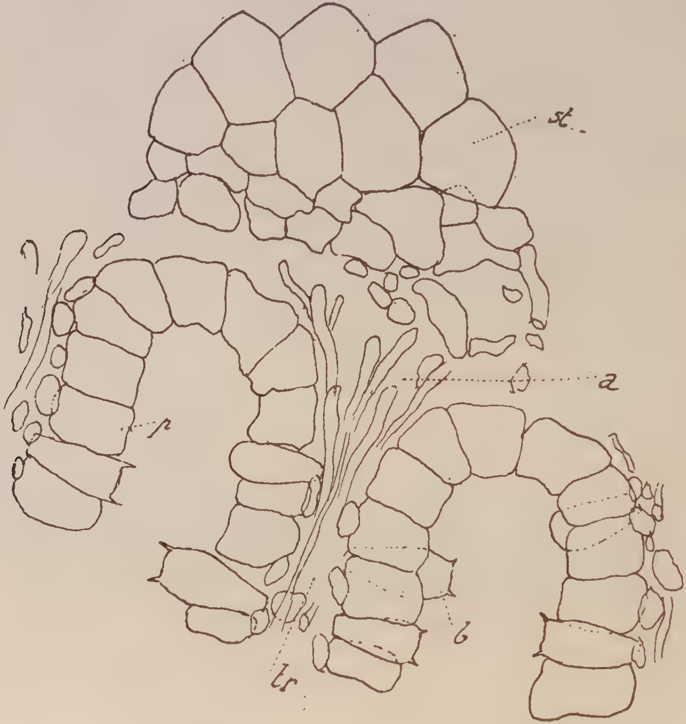



**Fig. 35. — *Coprinus fimetarius* L.**
**Coupe en travers d'un jeune chapeau encore fermé montrant que l'arête des lames, étant encore ouverte, la trame *tr* de celles-ci se prolonge sur la surface du stipe *st.* ; *p* : pseudoparaphyse ; *b* : baside.**

Le développement des Coprins a fait l'objet de nombreux travaux [citons en particulier Atkinson (12) et Levine (82) (83)] qui ont montré que, contrairement à ce qui se passe chez la majorité des agarics, il ne se forme pas une cavité annulaire générale dans laquelle les jeunes lames se développeraient en-

suite par plissement d'une surface d'abord unie, mais qu'il se produit une série de chambres rayonnantes destinées à devenir les espaces entre les feuillets; ceux-ci apparaissent donc d'emblée comme des cloisons verticales soudées au stipe.

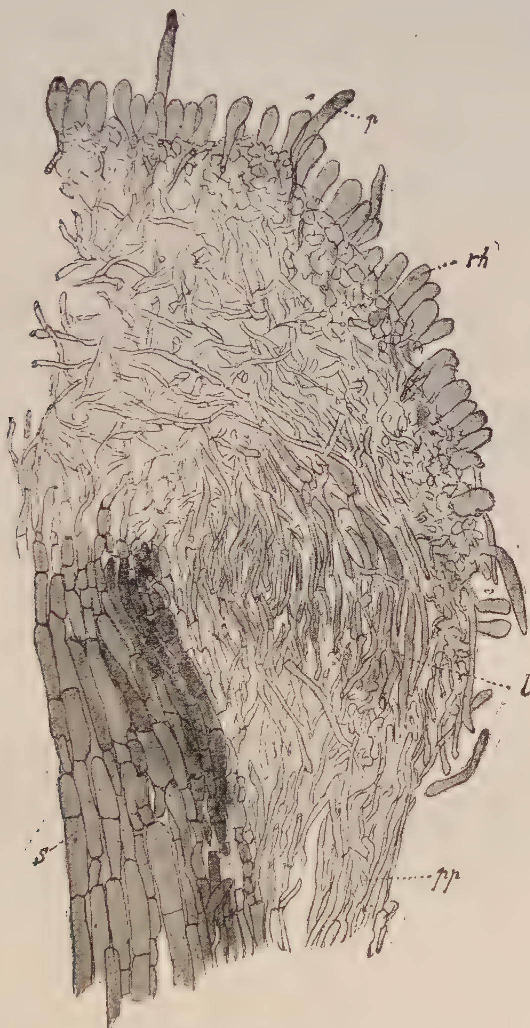



Fig. 36. — *Coprinus bisporus* Buller
Coupe radiale au Gr. 375/1 d'un jeune, montrant le revêtement hyméniforme *rh*, avec poils *p* du chapeau, et les hyphes de la trame des lames *l* confluentes avec celles de la région péripédiculaire *pp* du stipe *s*.

Ce développement ne saurait plus actuellement être mis en doute et nous l'avons personnellement vérifié chez les *Coprinus fimetarius*, *radians*, *bisporus*; notre figure 36 représente la moitié d'une coupe d'un jeune exemplaire de cette dernière forme où l'on voit la continuité qui existe entre la trame des lamelles (par où passe précisément le plan de la coupe) et la région périphérique du stipe; avant l'ouverture du chapeau les lames sont réunies les unes aux autres par l'arête même à un âge avancé chez les *C. fimetarins*, *Hendersonii* etc. et l'arête des lames, encore ouverte, laisse les filaments de la trame se prolonger sur le revêtement du stipe comme le montre notre figure 35 pour *C. fimetarius.*

## B. BOLETES

Jusqu'ici nous avons encore trop peu étudié la structure de la plupart des Bolets, pour pouvoir nous prononcer définitivement sur leur classification.

Leur développement n'a été décrit, à notre connaissance du moins, que chez *Ceriomyces Zelleri* et les quelques recherches que nous avons faites dans ce sens et que nous exposerons tout à l'heure, sont encore trop fragmentaires.

Néanmoins on peut affirmer que chez les *Boletus flavus*, *Zelleri*, *lividus* et *parasiticus* l'hyménium a une origine externe. Ce fait n'éloigne pas les Bolets des Agarics, car nous avons vu que nombre de ces derniers sont dans le même cas.

Nous avons surtout porté notre attention sur les Bolets visqueux que Quélet (1888) a séparés génériquement sous le nom d'*Ixocomus* repris par Bataille (1908).

C'est ce dernier nom que nous garderons pour ce groupe, et non pas celui de *Cricunopus* Karsten (1881) adopté par Fayod (1889), Patouillard (1900) et R. Maire (1902).

Tel qu'il l'a défini, en écartant les espèces exannulées et même le *Boletus viscidus*, simplement à cause de la couleur de ses

tubes, le genre de Karsten était trop manifestement artificiel pour être maintenu.

**Ixocomus** Quél.

Nous avons récolté les *I. luteus* L. *flavus* With, *aurantioporus* Howse, *viscidus* L, *granulatus* L, *bovinus* L, *plorans* Roll.

Hormis les caractères signalés par les auteurs précités nous ajouterons que les spores sont toujours de petite taille : 9-12 × 3-5 μ, plutôt ellipsoïdes allongées avec dépression hilaire que vraiment fusoïdes ; les basides sont souvent courtes et dépassent rarement 35 μ de longueur ; les cystides très caractéristiques rappellent en plus petit celles des *Gomphidius* ; elles sont cylindriques à extrémité obtuse, arrondie en doigt de gant et souvent chaussées d'un encroûtement granuleux ; dans plusieurs espèces elles sont fasciculées en grand nombre.

Le *Boletus piperatus* Bull. a été rangé par Bataille dans un nouveau genre *Chalciporus* en raison de ses pores rouge cuivré ou briquetés, mais il présente tous les caractères des *Ixocomus*, en particulier les spores petites : 9-11 × 3,5-(4) μ, les basides courtes 22-30 × 9 μ (1), et les cystides incolores à base engainée d'une croûte jaune brun ; celles-ci sont très nombreuses, spécialement sur l'arête des tubes à laquelle elles communiquent leur intense coloration.

La seule divergence avec les autres *Ixocomus* serait dans la coloration plus intense de l'incrustation des cystides, caractère de bien peu de valeur et même illusoire car nous avons observé sur les pores de *I. aurantioporus* Howse (2), forme inséparable de l'*I. flavus* des cystides gainées de granules orangés ou fauves.

Enfin nous plaçons encore ici le *B. variegatus* Swartz, mais nous rejetons au contraire le *B. badius* Fr. pour des raisons anatomiques.

Nou savons étudié plus spécialement deux espèces de ce genre

1. Par exception dans ce genre les basides n'ont que 2 ou 3 stérigmates chez *B. piperatus*.

2. Les pores et les tubes de cette espèce sont discolores et pour être logique il faudrait la placer dans les *Chalciporus* si l'on maintenait ce genre

à des points de vue d'ailleurs très différents; ce sont les *I. flavus* With et *I. viscidus* L.

1° *Ixocomus flavus* (With) Q.

Avant de décrire le développement de cette plante, nous jugeons utile de la fixer par une diagnose car ici, comme chez beaucoup d'autres Bolets, il y a de nombreuses formes sur la valeur et les caractères distinctifs desquelles les auteurs ne semblent guère d'accord.

« Chapeau (6-10 cm.) convexe, orangé à brun orangé, rugu-leux, visqueux, gluant, épais. Pores minuscules (au plus 1 /2 mm.) souvent un peu allongés radialement, citrin doré, rosissant au froissement. Tubes fins (1 /3 à 1 /2 mm. de diamètre) citrins puis se teintant de lilacin à l'air.

Stipe (5,5-7 cm. × 14-17 mm.) égal ou un peu renflé en bas, brunâtre sale, gris brun ou terreux rougeâtre, finement réticulé en haut (avec un anneau blanc qui présente un rebord brunâtre et glutineux) plein.

Chair doré brunâtre dans le pied, citrine dans le chapeau, plus pâle blanchâtre vers le revêtement, se marbrant de rosé à l'air; odeur de fruits.

(elle bleuit ainsi que les tubes en présence de teinture de gaïac).

Spores 9 × 4 μ.

En cercles dans les prés avec *I. viscidus* vers 1.200 m. d'altitude (Savoie). » Le plus jeune stade étudié mesure à peine 2 mm. de haut; il est allongé, renflé dans le bas et présente un chapeau rudimentaire ayant l'aspect d'une simple dilatation convexe, en forme de tête d'épingle, de la partie supérieure; sur les coupes on distingue déjà à la surface du chapeau une région moins chromophile d'hyphes ± redressées, ébauche de la cuticule qui se gélifiera de bonne heure; la région qui fixe le plus énergiquement l'hématoxyline est dans le voisinage de la surface du stipe (fig. 37 -1).

Un peu plus tard (2,5 mm. de haut) le chapeau s'élargit et ses bords tendent même à s'incurver; pendant un moment le

stipe ne s'accroît plus en hauteur tandis que le chapeau augmente de diamètre et que sa marge encore subaïguë se dirige de plus en plus vers le bas (fig. 37-2).

On voit alors que la surface du stipe, qui devient irrégulièrement onduleuse, est intensément chromophile alors que la face inférieure du chapeau ne l'est pas du tout; ce fait s'explique car à un plus fort grossissement nous voyons que le revêtement du pied, formé d'hyphes courtes dressées, serrées en palissade et binucléées avec un cytoplasme assez abondant constitue un véritable hyménium; on y trouve en effet des cystides abondantes saillantes, et çà et là des basides déjà collapses; il serait curieux de rechercher ce que deviennent des spores formées aussi précocement et si elles sont capables par leur germination de reproduire l'espèce.

Quand le primordium a atteint 4 mm. de haut la marge piléique devenue obtuse a rejoint la surface du stipe (fig. 37-3), limitant ainsi une cavité close où se développeront plus tard les vrais tubes (nous entendons par là, ceux qui chez l'adulte tapissent la face inférieure du chapeau) car pour l'instant il n'y a pas encore différenciation palissadique à la face inférieure du chapeau; celle-ci commence au stade de 5 mm. pendant que les ondulations de la surface du stipe s'accentuent fortement, produisant les pores ou si l'on veut les mailles du réseau dont le pied de l'adulte est orné (fig. 37-4). Ce réseau, du moins chez *I. flavus* ne provient donc pas de l'empreinte des vrais pores sur la surface du stipe comme on l'a supposé pour certaines espèces. Brébinaud (Cf. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 1921, p. 153) a dit en effet un peu prématurément sans doute : « Il n'y a aucun doute que le réseau des Bolets ne provienne de la rupture des tubes appliqués à l'origine sur le haut du pied et soudés avec lui. Le chapeau en s'ouvrant provoque cette rupture ». Nous laissons à des recherches ultérieures le soin de voir si ce mode de développement existe dans la nature, mais ce n'est évidemment pas le cas ici.

Les cystides que l'on rencontre sur le stipe sont de grands poils cylindriques (mesurant par exemple 50-55 × 7 $\mu$) fréquemment

divisés en 2 à 4 articles superposés par des cloisons transversales; chaque article contenant, dans un cytoplasme réduit à de légers trabécules, deux noyaux à nucléole petit mais distinct. Ces cystides sont assez souvent encroûtées par une pellicule jaune; on les retrouve sur toute la longueur du pied, (mêlées à des spores qui se colorent si fortement par l'hématoxyline qu'on ne peut y dénombrer les noyaux) et en particulier au niveau de l'anneau où elles se sont trouvées emprisonnées lors du contact qui s'effectue entre le stipe et la marge pilcique.

*Ixocomus flavus* est par conséquent une espèce dont le développement très particulier nous rappelle, mais en sens inverse en quelque sorte, le développement du *Lentinus tigrinus.* L'hyménium a bien, ici comme chez cette dernière plante une origine externe bien que l'adulte présente un anneau bien net. *I. flavus* est donc comme *Lentinus tigrinus*, pseudoangiocarpe mais il est une différence entre le développement de ces deux espèces qui saute aux yeux: chez *L. tigrinus* l'anneau est d'origine péripédiculaire; ce sont les hyphes de la surface du stipe qui par leur prolifération lui ont donné naissance; il s'ensuit qu'il est parfaitement continu avec le pied; au contraire chez *I. flavus* l'anneau provient d'une prolifération péripiléique qui se sépare au moyen d'une déchirure circulaire de la marge du chapeau lors de l'épanouissement de ce dernier et par suite ne présente pas nécessairement d'adhérence intime avec le stipe.

On peut dire que l'observation macroscopique des adultes de *I. flavus* laisse déjà prévoir cette pseudoangiocarpie; il suffit en effet de constater que l'anneau peut facilement être séparé du stipe sans déchirure et qu'au-dessous de lui se continue le réseau hyménial dont est ornée la partie supérieure du pied. Il est bien probable qu'on trouvera un développement identique chez *I viscidus* et peut-être chez tous les *Ixocomus* annulés. Quant au *Boletinus cavipes,* qui présente également un anneau, il paraît se développer différemment et l'anneau y chausse entièrement le stipe, ce qui n'a pas lieu chez les Bolets visqueux.

L'étude de l'origine de l'anneau permet d'affirmer une fois

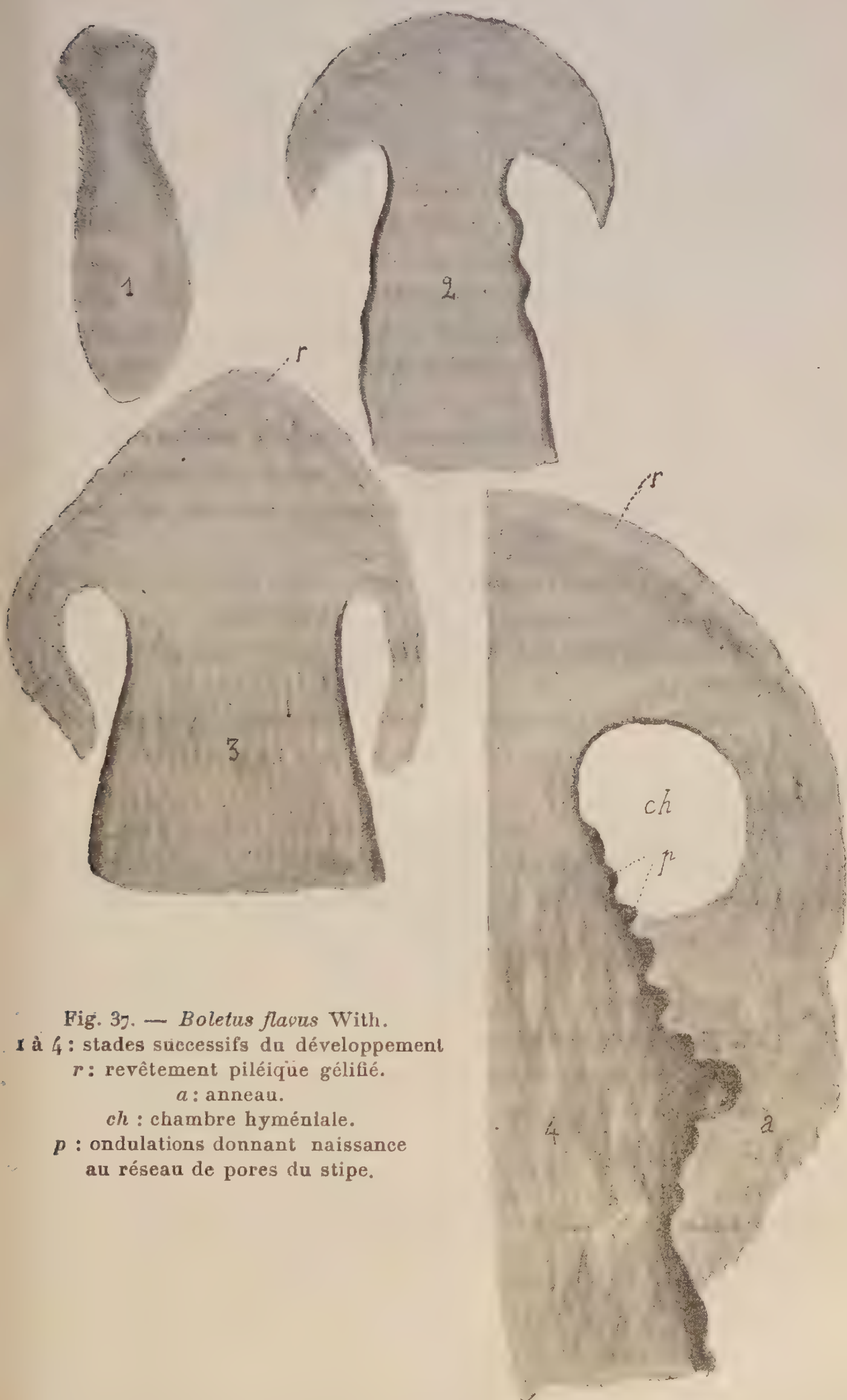



Fig. 37. — *Boletus flavus* With.
1 à 4 : stades successifs du développement
*r* : revêtement piléique gélifié.
*a* : anneau.
*ch* : chambre hyménlale.
*p* : ondulations donnant naissance
au réseau de pores du stipe.

de plus l'homogénéité du groupe *Ixocomus* qui pouvait paraître douteuse puisqu'on rangeait dans ce même genre des espèces à anneau, qui par conséquent pouvaient passer pour angiocarpes avant nos recherches, et des espèces exannulées.

2° *Ixocomus viscidus* (L.) Q.

Dans son très intéressant travail sur le *Boletus subtomentosus* de la région de Genève, C. E. Martin arrive à la conclusion qu'il y a une relation étroite entre l'habitat et la forme de cette espèce. Il termine en disant : « Cette hypothèse sur l'influence de l'habitat qui est presque une constatation, demanderait à être contrôlée par des observations analogues faites sur d'autres espèces à habitat varié... ».

Nous avons esquissé l'étude des variations du *Boletus viscidus*, espèce dont l'habitat ne change guère, puisqu'elle accompagne constamment le mélèze, mais qui n'en est pas moins très polymorphe.

Le tableau suivant résume les caractères des principales formes récoltées dans un espace très restreint (1 kilomètre de côté environ) dans des prés bois à une altitude d'environ 1.200 mètres en Savoie (1).

| | | |
|---|---|---|
| **1** | chapeau blanc ou crème (parfois verdoyant); stipe à chair non bleuissante (pas même à la teinture de gaïac); assez grêle ou élancé . . . . . . . . . . . . . . . | *albus* |
| | chair jaune dans le stipe (au moins en bas) ou bleuissant, soit à l'air, soit à la teinture de gaïac . . . . . . . | 2 |
| 2 | forme élancée; stipe à chair vert bleu sale en haut. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | *intermedius* |
| | formes trapues à stipe court souvent bulbeux; stipe à chair blanche ou jaune au sommet. . . . . . . . | 3 |
| 3 | chapeau brun bistre obscur; chair du stipe ne bleuissant pas à la coupure . . . . . . . . . . . | *obscurus* |
| | chair du stipe vite bleuissante ou chapeau plus clair. . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 4 |

1. Nous avons nommé toutes ces formes sans aucune prétention, simplement dans un but de commodité de langage.

4 { chapeau brun rougeâtre . . . . . . . . . . *brunneolus*
  { chapeau sale (teinte intermédiaire entre celles d'*albus* et de *brunneolus*) . . . . . . . . . . *luteocyanescens*

Voici quelques notes complémentaires :

*albus.* La chair ne bleuit pas à l'air, même en présence de teinture de gaïac; celle du stipe est ordinairement bien blanche (parfois entièrement citrin pâle bien qu'immuable).

*intermedius.* Chapeau de 7-9 cm. Stipe de 4-7 cm. × 10-12 mm. La teinte du chapeau est intermédiaire entre celle de la forme précédente et celle de la forme *brunneolus.* La chair bleuit en présence de teinture de gaïac, mais seulement dans la zone verdâtre du sommet du stipe et à la base de ce dernier.

*obscurus.* A l'inverse des autres qui viennent en cercle dans les prés, cette forme a été récoltée dans un bois de mélèzes.

Chapeau 7 cm. Stipe 2,5 cm. × 18 mm. ± ponctué poudré de brun sous l'anneau. Chair piléique devenant un peu ardoisée à l'air; celle du stipe qui est crème citrin dans le bas ne bleuit pas nettement à l'air, mais après application de teinture de gaïac elle bleuit distinctement alors que dans le chapeau la réaction est plus tardive.

*brunneolus.* Chapeau 7 cm. Stipe 4,5-5 cm. × 15-18 mm.

Chapeau de la teinte du *Gomphidius maculatus* (qui croissait dans le voisinage) c'est-à-dire brun rougeâtre clair. Chair blanche dans le chapeau, un peu violacée à l'air, citrine dans la moitié inférieure du stipe où elle bleuit instantanément à la cassure; bleuissant à la teinture de gaïac mais surtout dans le pied.

*luteocyanescens.* Cette forme semble intermédiaire entre *brunneolus* et *intermedius* ; elle a exactement la teinte de cette dernière mais le stipe est trapu et renflé en bas (de 3,5 cm. × 12-13 mm.) et sa chair citrine bleuit rapidement à l'air, alors que la chair piléique devient seulement un peu ardoisée.

Bleuit dans le stipe en présence de teinture de gaïac.

Il résulte des notes précédentes que les caractères communs à tous les *Boletus viscidus* sont en très petit nombre; nous les résumons comme suit : Espèce sale et gluante; chair blanche

dans le chapeau; tubes amples (1/2 à 1 mm.) et grisâtres. Habitat au voisinage des mélèzes.

Nous ne nous faisons aucune illusion sur la valeur exacte du tableau synoptique que nous avons dressé plus haut et bien plus souvent on tombe sur des formes intermédiaires que sur l'un des types admis, les caractères de ceux-ci étant interchangeables.

Quoiqu'il en soit nous avons cru intéressant de signaler le polymorphisme du *Boletus viscidus* car (sauf peut-être en ce qui concerne la forme *obscurus*) il ne paraît pas dû à l'habitat, puisque des cercles récoltés au voisinage les uns des autres présentent des divergences notables dans les caractères de leurs individus.

De plus nous attirerons l'attention sur l'inconstance de la réaction bleue de la chair en présence de teinture de gaïac chez cette plante; nous avons en effet cité des formes qui donnent cette réaction, accusant la présence d'oxydases, alors que d'autres ne la présentent pas. On peut en conclure qu'il faut employer ce caractère avec prudence dans la diagnose des espèces et les Russules, par exemple, pourraient bien jouer plus d'un tour aux mycologues à cet égard.

*Boletus parasiticus* Bull.

En dehors des Bolets visqueux nous n'avons guère étudié d'une manière approfondie que *Boletus parasiticus*.

Nous avons récolté cette espèce sur des Sclérodermes au début de l'automne au Bois de Vincennes et les échantillons étudiés avaient été fixés au liquide de Regaud; nos observations ont porté: 1° sur les rapports du Bolet et de la Vesse de loup et 2° sur le développement du Bolet.

1° *Rapports du Bolet avec le Scleroderma.* — Il est très facile, même à un très faible grossissement de faire la distinction dans la paroi du péridium du *Scleroderma*, entre les hyphes du gastéromycète et celles du Bolet, ces dernières étant beaucoup plus grêles et très fortement chromophiles; l'identité des filaments ne fait d'ailleurs aucun doute par suite de la continuité évidente des hyphes grêles avec celles, de même aspect, qui constituent les primordiums du Bolet.

Si nous utilisons un grossissement plus élevé nous voyons que les filaments de ce dernier sont intercellulaires; vers la périphérie du *Scleroderma* ce sont des tubes exactement cylindriques de 4 μ de diamètre en moyenne, cloisonnés, contenant une multitude de globules basophiles (corpuscules métachromatiques) qui leur communiquent leur forte affinité pour l'hématoxyline, ce qui est très gênant pour la numération des noyaux; toutefois dans des cas favorables nous avons pu nous assurer que chaque article contient deux noyaux rapprochés l'un de l'autre, sphériques et avec un nucléole bien visible.

Les éléments du *Scleroderma* sont, vers la surface du péridium des hyphes assez grosses (par exemple 10 μ de diamètre) allongées, étranglées en boudin au niveau des cloisons transversales, emmêlées dans tous les sens, ménageant entre elles des méats, où se faufilent les filaments du Bolet; ces hyphes contiennent un cytoplasme encore abondant mais réduit à l'état de minces trabécules forment un réseau à mailles fines et deux noyaux et n'ont pas l'air d'être gênées par la présence du Bolet.

Si l'on pénètre plus profondément dans le péridium de la Vesse de loup on constate une réduction du calibre de tous les filaments, aussi bien de ceux du Bolet qui deviennent très grêles (1,5-2 μ) que de ceux du *Scleroderma* (4 μ).

Faute de matériel nous n'avons pu nous rendre compte de la profondeur maxima à laquelle pénètrent les hyphes du parasite ni des différences présentées entre les *Scleroderma* sains et ceux qui sont attaqués, de sorte que nous sommes contraints de remettre la suite de cette étude à une saison prochaine.

2° *Développpement du Boletus parasiticus.* — Un stade de 2,5-3 mm. de haut est une masse ovale non encore différenciée en stipe et chapeau mais montrant sur les coupes une texture très lâche au sommet et surtout à la surface tandis que les hyphes sont densément emmêlées vers le milieu et à la base du primordium.

Il faut attendre que le champignon atteigne 6-7 mm. de haut pour voir apparaître distinctement le chapeau hémisphérique

séparé par un sillon bien net du pied elliptique et renflé; bien qu'à cet âge toutes les parties se colorent à peu près aussi fortement les unes que les autres on perçoit déjà une plus grande électivité du sillon hyménial pour l'hématoxyline.

Les hyphes sont partout densément emmêlées sauf dans le fond du sillon hyménial où elles se redressent en palissade; dans le stipe elles sont binucléées en général et contiennent un cytoplasme abondant mais vacuolaire; celles de la base du champignon renferment fréquemment 4 noyaux et sont beaucoup plus grosses que les autres.

Les filaments superficiels sont toujours plus lâchement disposés formant une sorte de voile général dont on trouve encore des débris dans le sillon hyménial. Quoiqu'il en soit le bord du chapeau n'est jamais soudé avec la surface du pied dans la jeunesse et l'hyménium naît dans un sillon ouvert.

*Boletus parasiticus* est gymnocarpe.

En terminant, nous voudrions souligner la portée que présentait une étude du développement du carpophore chez les Bolets; les auteurs modernes ont, en effet, coutume de rapprocher les Bolets des Agarics en leur assignant un développement angiocarpe qu'ils n'ont pas, au moins en grande partie et qui les éloignerait en même temps des Polypores qui sont des plantes nues à hyménium exogène.

Nos recherches viennent de prouver que le fossé qui sépare les Bolets des Polypores est moins profond qu'on veut bien le croire actuellement puisque le carpophore est gymnocarpe dans les deux groupes; il n'en reste pas moins vrai que les Bolets se rapprochent beaucoup plus des Agarics (ou tout au moins des Paxillacées qu'on a l'habitude de considérer comme tels) que des Polypores.

Quoiqu'il en soit, dans l'étude si difficile des Hyménomycètes, il faut bien se garder, peut être plus qu'ailleurs de généralisations hâtives et à plus forte raison de simples suppositions.

# CONCLUSIONS

Nous résumerons brièvement les résultats les plus importants auxquels nous sommes arrivé dans le courant de ce travail en les classant de la manière suivante, selon qu'ils relèvent plus spécialement de :

*L'Anatomie.*

1° Les rhizoïdes de la base du stipe des agarics n'ont pas toujours la même origine et partant la même signification ; ce sont ordinairement des faisceaux d'hyphes grêles, cohérentes, d'origine externe (ex : *Mycena vitilis*) mais parfois ce sont des poils simples d'origine profonde, équivalents des cystides auxquelles ils passent par tous les intermédiaires (ex : *Collybia tenacella*).

2° Les rapports anatomiques du stipe et du chapeau sont variés et parmi les espèces à stipe distinct et séparable les *Amanita* forment un type tout particulier chez lequel la zone de contact a une structure celluleuse.

Les rapports anatomiques du stipe et du chapeau permettent de diviser le genre *Mycena* en deux groupes naturels.

3° L'étude de la structure d'un certain nombre d'espèces de place douteuse nous a permis de ranger celles-ci dans les genres où les sous-genres auxquels elles doivent appartenir.

*L'Ontogénie.*

1° Plusieurs Agarics leucosporés et Bolets sont gymnocarpes.

2° Chez les formes gymnocarpes on peut, dans certains cas observer un développement progressif de l'hyménium ; basifuge

sur le stipe, centrifuge sous le chapeau comme cela a lieu chez les *Aphyllophoracées* de Patouillard (102).

3° Les primordiums des espèces gymnocarpes sont capables de sporuler de très bonne heure.

4° Dans un même groupe d'espèces très affines on peut trouver des formes mésopodes et des formes originellement résupinées.

5° L'anneau que l'on trouve chez certains Agarics et Bolets a une origine qui varie avec les espèees. En général son origne est primaire (cas bien connu des espèces vraiment angiocarpes) mais nous avons montré que parfois elle est secondaire, l'hyménium ayant quand même une origine externe( espèces pseudo-angiocarpes); dans ce dernier cas l'anneau peut provenir : soit d'une prolifération de la zone péripédiculaire ( ex : *Lentinus tigrinus*) soit d'une prolifération péripiléique qui se sépare au moyen d'une déchirure circulaire de la marge du chapeau lors de l'épanouissement de ce dernier (ex : *Boletus* (*Ixocomus*) *flavus*).

*La Cytologie*

1° Les genres *Typhula* et *Stereum* présentent des fuseaux de division transversaux dans les basides et ne sont donc pas des Cantharellinées au sens de R. Maire (90).

2° Les agarics leucosporés à paroi sporique mince ont une spore en général uninucléée alors que la spore contient ordinairement deux noyaux chez les chromosporés et les leucosporés supérieurs chez lesquels la paroi sporique est épaissie ou verruqueuse.

3° Les cystides des agarics ne sont pas toujours binucléées; celles de *Collybia tenacella* sont multinucléées.

4°Les hyphes vasculaires doivent être limitées aux tubes allongés cylindracés (cloisonnés ou non, bi ou multinucléés) dont le contenu riche en cytoplasme est alvéolé par une multitude de petites vacuoles.

5° Les cystides ont parfois les mêmes caractères que des hyphes vasculaires ordinaires (ex : *Mycena fellea*).

6° Les cristalloïdes basophiles sont très fréquents chez les

Agarics; ce sont des produits d'origine vacuolaire; des corpuscules métachromatiques de forme cristalline.

7° Le genre *Godfrinia* R. Maire doit être définitivement supprimé, (bien que nous l'ayons enrichi d'une espèce : *Hygrocybe constans* Lange) parce que *Hygrocybe nigrescens* Q dont les basides tétrasporiques sont binucléées à l'origine a tous les autres caractères du *Godfrinia conica*.

*La chimie.*

1° La composition chimique de la membrane des spores fournit des indications susceptibles d'éclairer la systématique :

Dans les genres *Lentinellus*, *Melanoleuca*, *Leucopaxillus*, elle bleuit par les réactifs iodés comme chez les Russules et les Lactaires.

2° La présence ou l'absence d'oxydases dans un champignon n'est pas toujours un caractère spécifique (ex : *Boletus* (*Ixocomus*) *viscidus*);

*La Floristique.*

Nous avons signalé dans le courant de ce travail un certain nombre d'espèces nouvelles pour la France et même quelques-unes entièrement nouvelles.

*La Synonymie.*

Le genre *Myxoderma* Fayod. tombé dans l'oubli par suite d'une erreur de détermination de son auteur a la priorité sur *Limacella* (Earle) R. Maire, actuellement employé.

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Adanson (M.). — Familles des plantes. Paris, 1763.
2. Albertini et Schweinitz. — Conspectus fungorum in agro nieskiensi crescentium. Lipsiæ, 1805.
3. Allen (C. L.). — The development of some species of *Hypholoma* (*Annales mycologici*, 1906, p. 387-94).
4. Arnould et Goris. — Sur une réaction colorée chez les Russules et les Lactaires. Application à la diagnose de certaines espèces (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, 1907).
5. Atkinson (G. F.). — The development of *Agaricus campestris* (*Bot. Gaz.*, 1906, p. 241-64).
6. Id. — The development of *Agaricus arvensis* and *A. comtulus* (*Amer. Journ. Bot.*, 1914, p. 3-22).
7. Id. — The development of *Armillaria mellea* (*Mycol. Centralbl.* 1914, p. 112-21).
8. Id. — Homology of the universal veil in *Agaricus* (*Mycol. Centralbl.*, 1914, p. 13-19).
9. Id. — The development of *Lepiota clypeolaria* (*Ann. Mycol.* 1914, p. 346-56).
10. Id. — The development of *Amanitopsis vaginata* (*Ann. Mycol* 1914, p. 369-92).
11. Id. — Morphology and developemnt of *Agaricus rodmani* (*Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1915, p. 309-43).
12. Id. — Origin an development of the lamellæ in *Coprinus* (*Bot. Gaz.*, 1916, p. 89-130).
13. Id. — The development of *Lepiota cristata* and *L. seminuda* (*Mem. New-York Bot. Gard.*, 1916).
14. Bambeke (Van). — Contribution à l'étude des hyphes vasculaires des Agaricinées (*Bull. Ac. R. Sc. Lettr. et Arts de Belgique*, 1892, p. 472).
15. Id. — Les hyphes vasculaires des Eumycètes (*Dodonæa*, IV, 1892).

16. Id. — Hyphes vasculaires du mycélium des Autobasidiomycètes (*Bull. Ac. R. Sc. Lettr. et Arts de Belgique*, 1894, p. 492).
17. Id. — Sur la présence des cristalloïdes chez les Autobasidiomycètes (*Bull. Ac. R. Sc. Lettr. et Arts de Belgique*, 1902).
18. Barbier. — Essai de classification pratique et rationnelle des agarics (*Bull. Soc. Sc. nat. de Saône-et-Loire*, 1907).
19. Bary (A. de). — Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Iena, 1866.
20. Id. — Vergleichende Morph. u. Phys. der Pilze, Mycetozen und Bakterien. Leipzig, 1884.
21. Bataille (F.). — Les Bolets (*Bull. Soc. Hist. nat. du Doubs*, n° 15, 1908).
22. Id. — Flore monographique des Hygrophores (*Mém. Soc. émulation du Doubs*, 8e série, t. IV, 1909).
23. Batsch (B. J. G.). — Elenchus fungorum. Halæ, 1783-1799.
24. Baum. — Uber Zellteilungen in Pilzhyphen (*Inaug. Dis. d. Universität. Basel*, 1900).
25. Beer (R.). — Notes on the development of the carpophore of some Agaricaceæ (*Annales of Botany*, 1911, p. 683-89).
26. Bensaude (M.). — Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. *Thèse fac. sc. de Paris*, 1918.
27. Berkeley (M. J.). — Outlines of British fungology. London, 1860.
28. Bertrand. — Bleuissement de certains *Boletus* (*Ann. Inst. Pasteur*. Paris, 1902, p. 179-84).
29. Boudier (Em.). — Icones mycologicae. Paris, 1904-1909.
30. Id. — *Bull. Soc. myc.*, passim.
31. Bourdot et Galzin. — Hyménomycètes de France (*Bull. Soc. myc. de France*, 1909-1925).
32. Brefeld (O.). — Untersuchungen aus d. Gesammtgebiete d. Mykologie. Heft. 8. Basidiomyceten. Leipzig, 1889.
33. Bresadola (G.). — Fungi Tridentini novi vel nondum delineati descripti et iconibus illustrati. Tridenti, 1881-92.
34. Britzelmayr (M.). — Die Hymenomyceten aus Südbayern. Berlin, 1879-94.
35. Buller (A. H. R.). — The function and fate of the Cystidia of *Coprinus atramentarius* together with some general remarks on *Coprinus* fruit bodies (*Ann. of Bot.*, 24 : 613-28 1910).
36. Id. — Researches on fungi.
37. Bulliard. — Herbier de la France. Paris, 1780-1793.

38. Candolle (A. P. de). — Flore française, VI. Paris, 1805.
39. Cooke. — Handbook of British Fungi, 1891.
40. Id. — Illustrations of British Fungi, 1881-1890.
41. Corda. — Icones fungorum huc usque cognitorum, 1836-1842.
42. Costantin et Dufour. — Nouvelle flore des Champignons. Paris, 1891.
43. Dangeard (P. A.). — Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons (*Le Botaniste*, 1893).
44. Id. — La reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, 1894).
45. Id. — Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, 1895).
46. Demelius (P.). — Beitrag zur Kenntnis der Cystiden (*Verh. K. K. Zool. Bot. Gesellsch. Wien.*, 1911-1913).
47. Douglas, Gertrude (E.). — A study of development in the genus *Cortinarius* (*Amer. Journ. Bot.*, 1916, p. 319-35).
48. Earle. — The Genera of the north american Gill Fungi (*New-York Bull. bot. Gard*, 1909, vol. 5, p. 373-451).
49. Falck. — Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten und der biologische Wert der Basidie (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen* IX, 1904).
50. Id. — Die Lenzites-Faüle des Coniferenholzes. Iena, 1909.
51. Id. — Die Merulius-Faüle des Bauholzes. Iena, 1912.
52. Fayod. — Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées (*Annales des Sc. nat. Bot.*, série 7, IX, 1889).
53. Fischer (C. C. E.). — On the development of the fructification of *Armillaria mucida Schrad.* (*Ann. of Bot.*, 1909, p. 503-507).
54. Fries (Elias). — Monographia Hymenomycetum Sueciæ. Upsaliæ, 1857.
55. Id. — Hymenomycetes europæi. Upsaliæ, 1874.
56. Id. — Icones selectæ, 1867-1884.
57. Fries (Rob. E.). — Zur Kenntniss der Cytologie von *Hygrophorus conicus* (*Svensk. Bot. Tidskrift*, 1911, p. 241-251).
58. Gilbert (J. E.). — Le genre *Amanita* Persoon, 1918.
59. Gillet. — Les Champignons de France. Paris, 1874.
60. Godfrin. — Caractères anatomiques des Agaricinés (*Bull. Soc. Sc. de Nancy*, 1900).
61. Id. — Homologie des hyphes vasculaires des Agaricinés (*Bull Soc. Myc. de France*, XVIII, 1902).

62. Guilliermond. — Observations vitales sur le chondriome des végétaux (*Revue gén de Bot.*, 1919, p. 372).

63. Harper (R. H.). — Binucleate cells in certain Hymenomycètes (*Bot. Gaz.* 1902).

64. Istvanffi (G. de). — Untersuchungen über die physiologische Anatomie der Pilze mit besonderer Berücksichtigung des Leitungs-systemes bei den Hydnei, Thelephorei und Tomentellei (*Jahrbücher f. wissensch. Botanik*, 1896).

65. Istvanffi (G. de) et Johan-Olsen (O.). — Ueber die Milchsaftbehälter und verwandte Bildungen bei den höheren Pilzen (*Bot. Centralbl.*, 1887).

66. Juel. — Die Kerntheilung in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten (*Jahrbücher f. wiss. Botanik.*,1898).

67. Karsten. — Mycologia fennica. Helsingfors, 1871-1879.

68. Id. — Rysslands, Finlands och den Skandinavisca Halföns Hattsvampar. Helsingfors, 1879.

69. Id. — Icones selectae Hymenomycetum Fenniæ. Helsingfors, 1883-1889.

70. Id. — Kritisk öfversigt of Finlands Basidsvampar. Helsingfors, 1887.

71. Kauffman (C. H.). — The Agaricaceæ of Michigan. Lansing 1918.

72. Kniep (H.). — Uber das auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von *Armillaria mellea Fl. Dan.* (*Zeits. Bot.*, 1911, p. 529-553).

72 *bis*. Id. — Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten (*Zeitschr f. Botanik*, 1915-1917).

73. Knoll (F.). — Untersuchungen über den Bau und Funktionen der Cystiden und verwandter Organe (*Jahrb. Wiss. Bot.*, 1912, p. 453-501).

74. Krombholz. — Naturgetreue Abbildungen und Beschreibun gen der essbaren und verdächtigen Schwämme. Prag., 1830-1841.

75. Kühner (R.). — Sur la nature des cystides chez les Basidiomycètes (*C. R. Ac. Sc.*, t. 180, p. 454, 1925.)

76. Id. — Le développement de *Lentinus tigrinus Bull.* (*C. R. Ac. Sc.*, t. 181, p. 137, 1925. )

77. Lamarck. — Flore française, I, 1779.

78. Lambotte (E.). — Flore mycologique de la Belgique. Verviers, 1880 (avec supplément. Bruxelles, 1887.)

79. Lange (J. E.). — Studies in the Agarics of Denmark (*Dansk bot. Arkiv*, 1914-1923.)

80. Léveillé. — Recherches sur l'hyménium des Champignons (*Ann. sc. nat. Bot.*, sér. 2, VIII, 1836).

81. Levine (M.). — Studies in the cytology ot fhe Hymenomycetes especially the Boleti (*Bull. Torr. Bot. Club.*, 1913).

82. Id. — The origin and development of the lamellæ in *Coprinus micaceus* (*Amer. Journ. of Bot.*, 1914, p. 343-56).

83. Id. — The origin and development of lamellæ in *Agaricus campestris* and in certain species of *Coprinus* (*Amer. Journ. of Bot.*, 1922, p. 509-33).

84. Lewis. — The basidium of *Amanita bisporigera* (*Bot. Gaz.*, 1906, p. 348-52).

85. Linné. — Systema naturæ, 1735.

86. Lloyd (C. G.). — Complication of the Volvæ of the U. S. Cincinnati, 1898.

87. Lyman (G. R.). — Culture studies on polymorphism of Hymenomycetes (*Proc. Bost. Soc. Nat. Hist.*, 1907, p. 125-209).

88. Magnus (Werner). — Ueber die Formbildung der Hutpilze. Berlin, 1906.

89. Maire (Louis). — Etude synthétique sur le genre *Tricholoma* 1916.

90. Maire (René). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. *Thèse Paris*, 1902.

91. Id. — Etudes mycologiques (*Ann. mycol.* Berlin, 1913, p. 331-58).

92. Id. — Les bases de la classification dans le genre *Russula* (*Bull. Soc. Myc.*, 1910, p. 55-125).

93. Mangin (L.). — Sur la constitution de la membrane des végétaux, *passim*.

94. Martin (C. E.). — Le *Boletus subtomentosus* de la région genevoise. Berne, 1903.

95. Massee (G.). — On the origin of the Basidiomycetes (*Linn. Soc Journ. Bot.*, 1900).

96. Id. — A monograph of the genus *Inocybe* (*Ann. of Bot.*, 1904, p. 459-504).

97. Melzer (V.). — L'ornementation des spores des Russules(*Bull. Soc. Myc. France*, 1924, p. 78).

98. Nees von Esenbeck (Gottf.). — Das System der Pilze und Schwämme. Würzburg, 1816.

99. Nichols. — The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycètes (*Trans. of the Wisconsin Acad. of Science*, 1904).
100. Patouillard (N.). — Tabulæ analyticæ fungorum.
101. Id. — Les Hymenomycètes d'Europe. Paris, 1887.
102. Id. — Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hymenomycètes. Paris, 1900.
103. Id. — *Bull. Soc. Myc.*, passim.
104. Peck (C. H.). — *New-York State Mus. Reports*, 1870-1912.
105. Persoon. — Icones pictæ rariorum fungorum. Paris, 1803-1806.
106. — Mycologia Europea. Erlangen, 1822-28.
107. Policard (A.) et Mangenot (G.). — *C. R. Ac. Sc.*, 18 juin et 2 juillet 1923.
108. Quélet (L.). — Les Champignons du Jura et des Vosges. *Mém. Soc. émul. Montbéliard*, 1869-1875.
109. Id. — Flore mycologique de la France et des pays limitrophes Paris, 1888.
110. Rea (G.). — British Basidiomycetes.
111. Ricken (A.). — Die Blätterpilze (Agaricaceæ). Leipzig, 1915.
112. Rosen. — Beiträge zur Kenntnis ber Pflanzenzellen. II. Studien über die Kerne und Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen.
113. Id. — Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VI, 1893.
114. Rosenvinge (L. K.). — Sur les noyaux des Hyménomycètes. *Ann. sc. nat. Bot.*, sér. 7, III, 1886.
115. Roze. — Essai d'une nouvelle classification des Agaricinées. *Bull. soc. bot. France*, 1876.
116. Saccardo. — Sylloge fungorum omnium huc usque cognitorum. Padova.
117. Saccardo et Dalla Costa. — Flora italica cryptogama.
118. Sawyer (W. H. Jr). — Development of some species of *Pholiota* (*Bot. Gaz.* 1917, p. 206-228.)
119. Schæffer. — Fungorum qui in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur icones nativis coloribus expressæ. Ratisbonæ, 1762-1763.
120. Schrœter (J.). — Die Pilze Schlesiens (Cohn. *Krypt. flora von Schlesien.* Breslau, 1889-1893.)
121. Sembel — Zur Anatomie des Stieles von *Coprinus stercorarius Bull.* [*Saint-Petersbourg Scripta bot.*, 1991-13, p. 81 82 (résumé allemand).]

122. Seynes (J. de). — Essai d'une flore mycologique de la région de Montpellier et du Gard. Paris, 1863.

123. Smith (W. G.).— Tableau à double entrée des Agaricinés (*Journ. of Bot.* London, 1871).

124. Stefan. — Beitrag. Zur Kenntniss von *Collybia racemosa Pers* (*Hedwigia*, 1905, p. 158).

125. Studer. — *Cantharellus aurantiacus* Wulf. (*Hedwigia. Beiblatt*).

126. Van Tieghem. — Sur le développement du fruit des Coprins et la prétendue sexualité des Basidiomycètes (*C. R. Ac. Sc.*, 1875).

127. Id. — Sur la classification des Basidiomycètes (*Journal de Bot.*, VII. Paris, 1893).

128. Topin (J.). — Dépôts et concrétions des Hyménomycètes. Saint-Germain, 1901.

129. Vandendries (A.). — Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes, 1923.

129 *bis.* Id. — Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes, 1923.

130. Vuillemin (F.). — Les Champignons. Essai de classification (*Encyclopédie scientifique.* Paris, 1912).

131. Wager (H.). — On the nuclei of the Hymenomycetes (*Ann. of Bot.*, 1892).

132. Id. — On nuclear division in Hymenomycetes (*Ann. of Bot.*, 1893).

133. Id. — On the presence of centrospheres in fungi (*Ann. of Bot.*, 1894).

134. Id. — The sexuality of the fungi (*Ann. of Bot.*, 1899).

135. Wehmer. — Die Natur der lichtbrechenden Tröpfchen in den Sporen des Hausschwammes. (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1911, p. 483).

136. Weiss. — Ueber gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper von *Lactarius deliciosus.* Wien., 1885.

137. Wisselingh (van). — Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi (*Jahrbücher f. wiss. Bot.*, 1898).

138. Zalewsky. — Ueber Sporenabschnürung und Sporenabfallen bei den Pilzen. *Flora*, 1883.

139. Zeller (S. M.).— Development of *Stropharia ambigua* (*Mycologia*, 1914, p. 139-145).

140. Id. — The development of the Carpophores of *Ceriomyces Zelleri* (*Mycologia*, 1914, p. 235-238).

PLANCHES HORS TEXTE

## Planche I

*Sebacina (Bourdotia) glœocystidiata n. sp.*

Fig. 1 à 11. — Picroformol fix. hématoxyline col. (Gr = 1.800/1).

1. Jeune baside un peu avant la fusion des deux noyaux.

2.-3. Baside montrant le gros noyau de fusion avec son nucléole et ses filaments chromatiques assez fins et réguliers.

4-5-6. Le nucléole disparaît en même temps que les filaments chromatiques deviennent plus trapus et irréguliers.

7. Mitose dans une baside; on distingue au-dessous du fuseau les traces du nucléole et au sommet de la baside un corpuscule chromophile mal délimité.

8. Les quatre noyaux fils après la deuxième division.

9. Baside cloisonnée.

10. Glœocystides montrant des précipitations sphériques très réfringentes *c. m.*

11. Spores.

Fig. 12. — Regaud fix. hématoxyline col. (Gr. = 1.000/1).

Portion de la surface du champignon montrant les jeunes basides *b*, et les glœocystides *gc*, dont le contenu est fragmenté en une multitude de minuscules gouttelettes jaune doré réfringentes; les deux cystides du milieu montrent à la base quelques gouttelettes plus volumineuses

*Sp.* = Ruban basophile souvent spiralé qui représente sans doute les restes du cytoplasme.

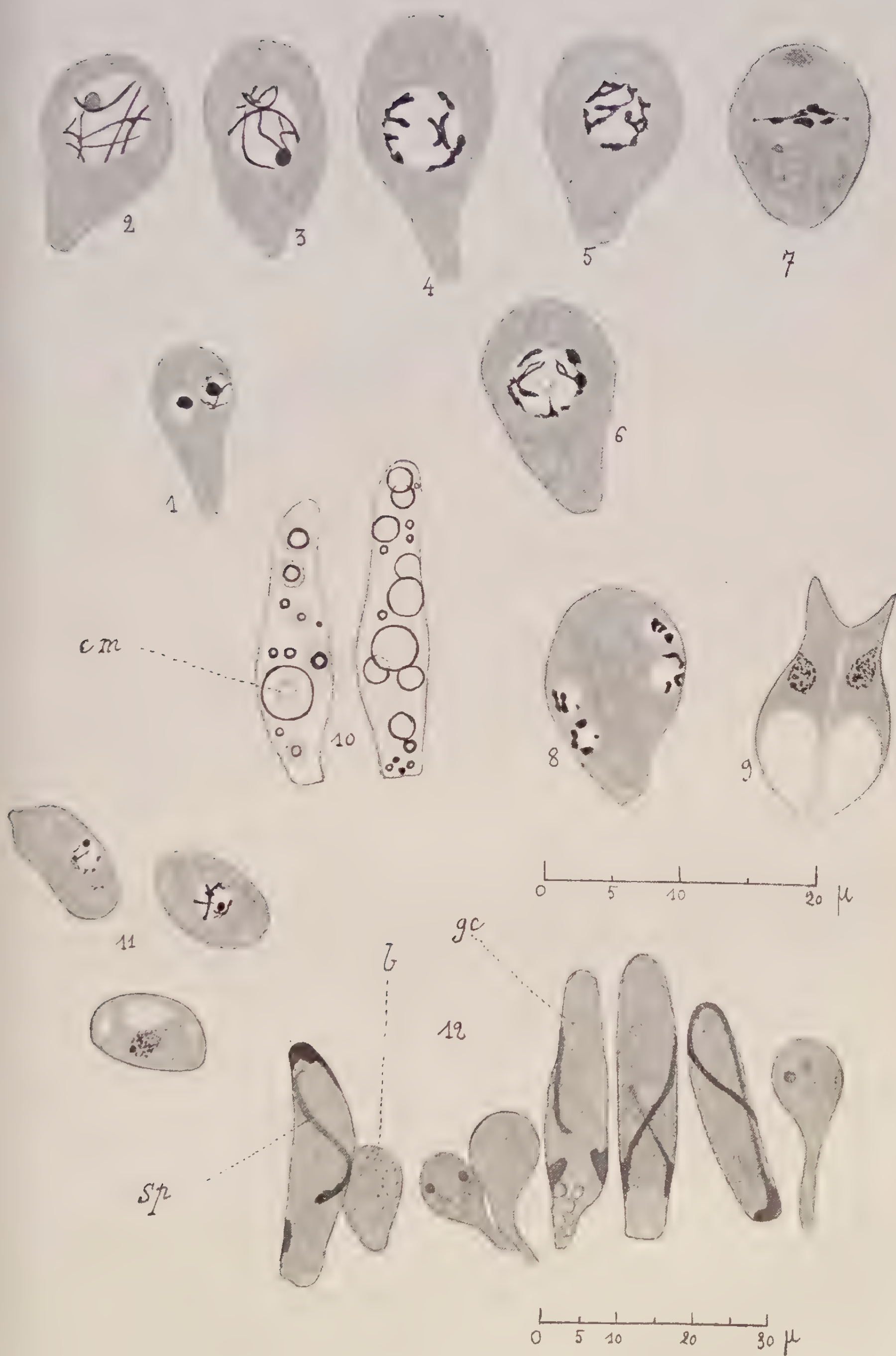

2
3
4
5
7
1
6
cm
10
8
9
0
5
10
20 μ
11
gc
b
12
sp
0
5
10
20
30 μ

Planche II

*Hyphes vasculaires* (Gr. 1.000/1)

A. *Lentinellus ursinus* (Fr.). — Regaud fix. hématoxyline col.
Coupe radiale dans la chair piléique montrant les hyphes vasculaires *hv*, les hyphes épaissies amyloïdes *ha*, et les hyphes à parois minces *hm*.

B. *Mycena fellea* Lange. — Laguesse fix. hématoxyline col.
B 1. Coupe axiale dans le stipe montrant les hyphes vasculaires *hv*, et les hyphes fondamentales *hf*.
B 2. — Coupe radiale dans le chapeau. *hf* = hyphes fondamentales, *hv* = hyphes vasculaires.

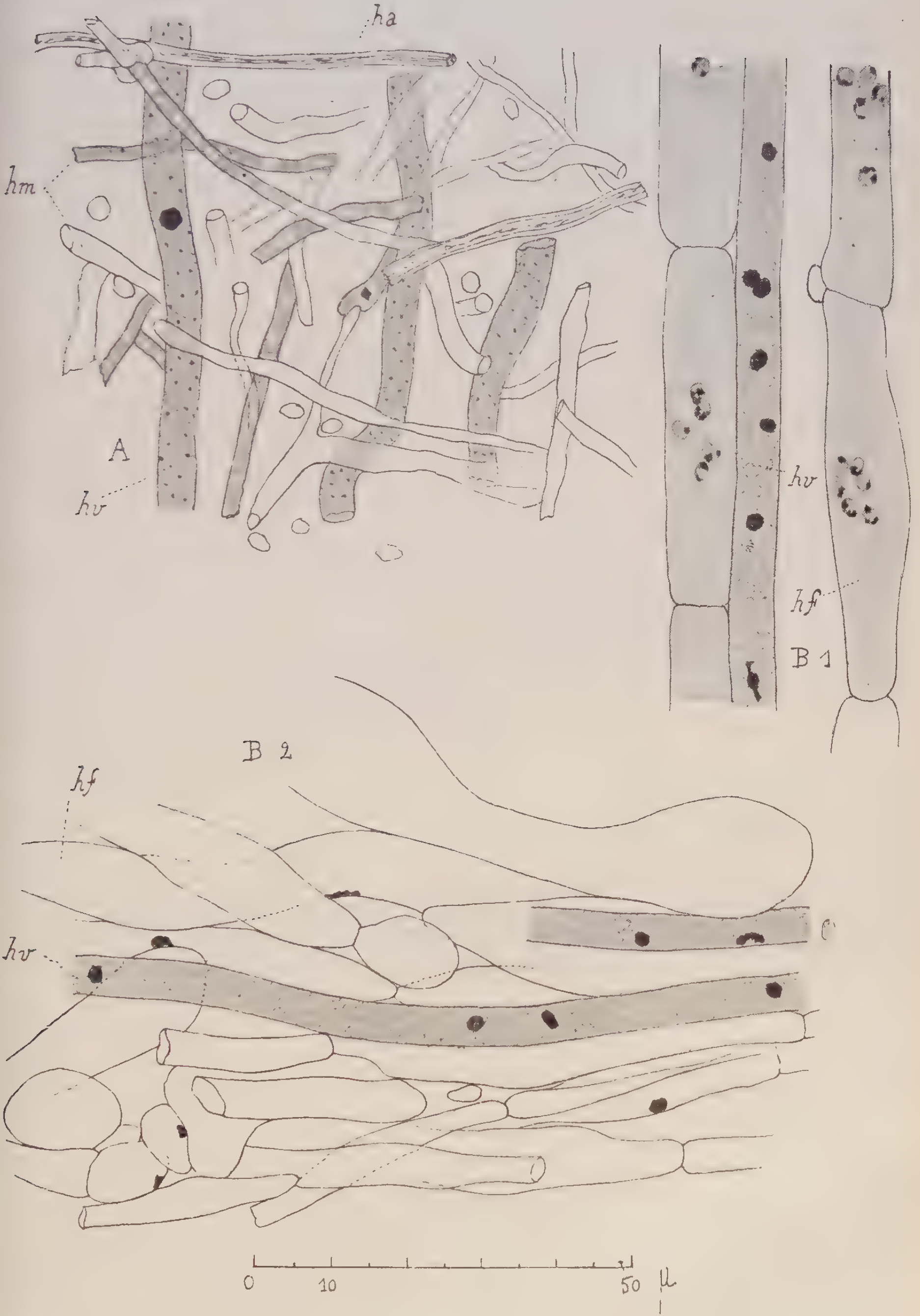

ha
hm
A
hv
hv
hf
B 1
B 2
hf
hv
0
10
50
μ

Planche III

(Gr. 1.000/1)

Fig. 1 à 5. — *Collybia tenacella* (Pers.) Laguesse fix.

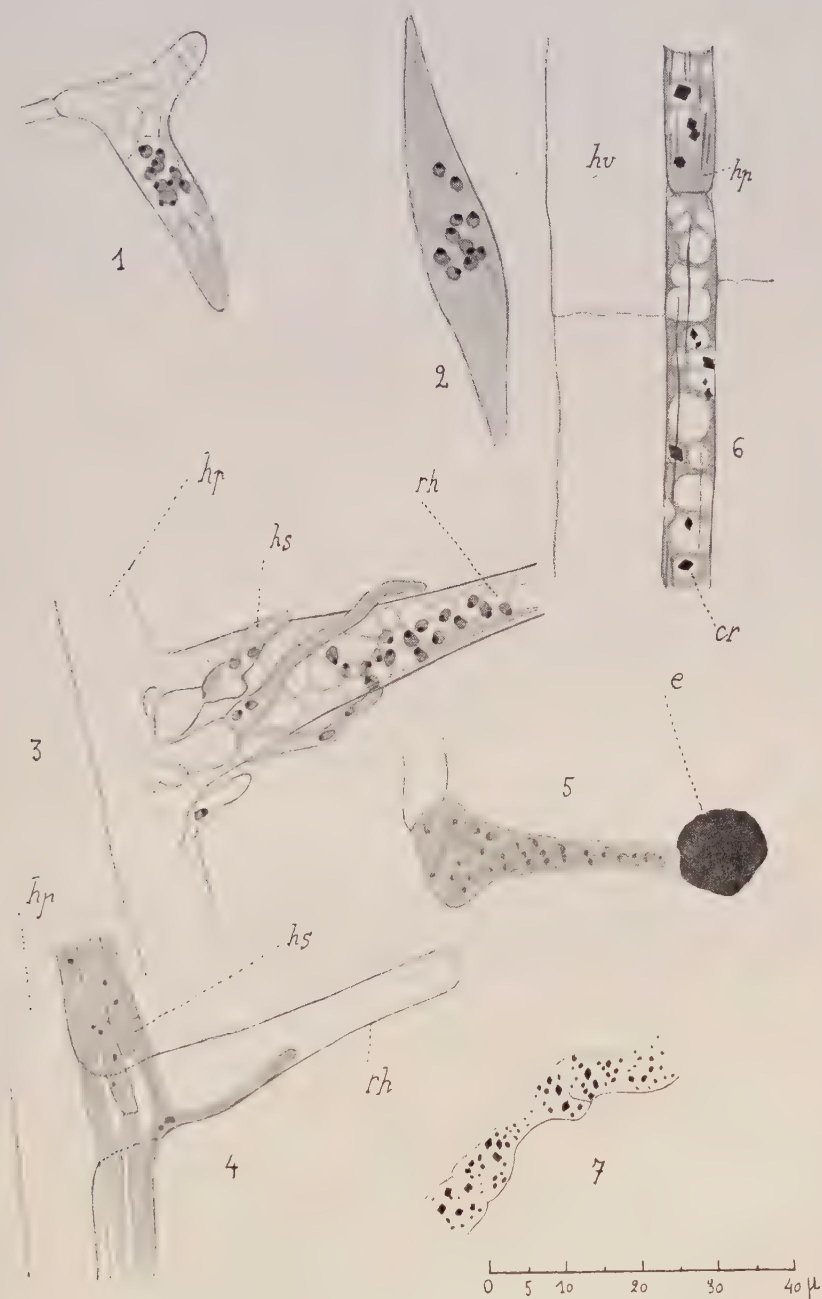
1. Poil du stipe d'un jeune exemplaire (hématoxyline col.)
2. Cystide hyméniale du même (hématoxyline col.)
3,4. Rhizoïdes (hématoxyline + vert lumière col.)

On remarquera que le rhizoïde *rh* n'est qu'une branche latérale d'une hyphe profonde *hp* de la fausse racine; sa base est chaussée par les hyphes superficielles *hs*.

5. Poil intermédiaire entre les cystides et les rhizoïdes; il est coiffé d'un encroûtement capituliforme *e*.

Fig. 6.—*Mucidula radicata* (Relh). Regaud fix.hématoxyline + vert lumière col. Coupe axiale dans le stipe d'un jeune exemplaire montrant deux sortes d'hyphes; les unes vides *hv*, les autres à cytoplasme abondant *hp*; on remarquera dans ces dernières des cristalloïdes basophiles intravacuolaires *cr*, et des filaments chromophiles alignés longitudinalement.

Fig. 7. — *Myxoderma lenticulare* (Lasch). — Regaud fix. hématoxyline col. Hyphe de l'anneau d'un tout jeune exemplaire bourrée de cristalloïdes basophiles de toute taille.


1
2
hv
hp
6
cr
hp
rh
hs
3
e
5
hp
hs
rh
4
7
0 5 10 20 30 40 μ

## Planche IV

Fig. 1 à 5. — *Panœolus fœniseci* (Pers.). — Benda fix. hématoxyline col. (Gr = 1.500 /1).

1,2, 3. Basides montrant des différenciations granulaires ou filamenteuses et chromophiles dans le cytoplasme.

En 2, on voit à la base des précipitations métachromatiques annuliformes.

4,5. Spores montrant la membrane double; l'externe interrompue au pore est ondulée; l'interne épaissie est bien régulièrement elliptique et continue. *h* = hile; *p* = pore germinatif.

Fig. 6 à 18. — *Psathyra pennata* (Quél.). Benda fix. hématoxyline col. (Gr = 1.500 /1).

6, 7, 8, 9, 10. Mitoses dans les basides.

En 9, 10 les basides sont vues par-dessus.

11, 12, 13, 14. Basides mûres à 4 noyaux.

En 12 on voit 2 centrosomes au sommet tout contre la membrane.

En 13, formation des stérigmates; on remarquera l'orientation des filaments et granules chromophiles du cytoplasme.

En 14, étirement des noyaux lors du passage dans les stérigmates.

15. Spore jeune encore sans noyau mais contenant des différenciations filamenteuses dans le cytoplasme.

16. Hyphes à cristalloïdes de la chair piléique.

17. Poils de l'arête des lamelles.

18. Pseudoparaphyses.

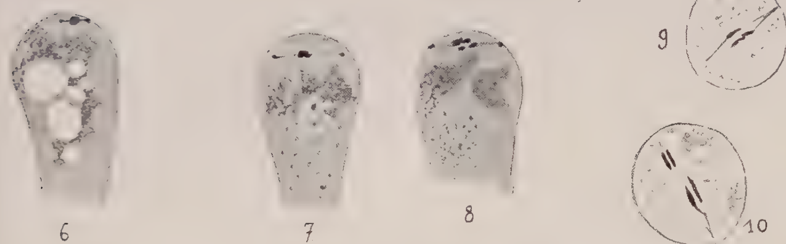
Fig. 19. — *Boletus flavus* With. Regaud fix. hématoxyline col.

Hyphes dressées à la surface du stipe d'un jeune stade de 4 mm. de haut (Gr. 1.000 /1).

7013 — Imprimerie Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris — 5-1926

PLANCHE IV









# ESSAI

sur

# L'Anatomie comparée du liber interne

## dans quelques familles de Dicotylédones

### *Etude des Plantules*

---

## HISTORIQUE

Depuis qu'en 1854, Hartig (20), eût mis en évidence la présence de liber interne dans les faisceaux de « *Cucurbita Pepo* », nombreux sont les auteurs qui explorèrent cette voie nouvelle qui leur était ouverte.

Jusqu'en 1875, Hugo Mohl (24) d'abord, puis Hanstein (21), Sanio (35), Schreiber (36), Vesque (43) signalèrent la présence de formations analogues dans un grand nombre de familles : Apocynées, Asclépiadées, Chicoracées, Convolvulacées, certaines Euphorbiacées, Gentianées, Lythrariées, Convolvulacées..., etc...

Vesque dans son mémoire sur l'« Anatomie comparée de l'Ecorce » admet une triple origine du liber interne.

*a*) Il peut être primaire et rester en contact avec un cambium qui en augmente l'épaisseur ; Ex : *Tecoma*.

*b*) Il peut être primaire et s'accroître par un faux cambium de formation postérieure, ou par intercalation ; Ex : *Cestrum aurantiacum*, *Iochroma tubiflora*, *Nolana prostata*..., etc.

*c*) Il peut être primaire ou secondaire et ne se produire qu'une seule fois, ce qui est toujours du liber interne, ou se reproduire à des intervalles réguliers, et dans ce cas, ce sont des formations qui ont été groupées sous le nom de liber intreligneux.

En 1876, de Bary (4) qualifie de bicollatéraux, tous les faisceaux à double liber, confirmant et généralisant ainsi ce que Vesque avait l'année précédente établi pour un certain nombre de familles seulement. Ce nom de bicollatéral implique, en effet, une origine commune du liber interne et du liber externe, aux dépens du même tissu procambial.

Ce mot nouveau, avec lequel de Bary prétendait caractériser ces formations anormales, va susciter des recherches de plus en plus nombreuses. Jusqu'en 1882 le terme de bicollatéral est maintenu par trois auteurs : Weiss (44), Rutzou (34), Petersen (32), soit par l'étude de familles nouvelles, comme les Oenothéracées, soit par la révision et le complément de toutes celles qui avaient été étudiées jusqu'alors.

Petersen ne donne qu'une description rapide des faisceaux libériens internes ; systématicien avant tout, le simple caractère de présence ou d'absence lui suffit pour la classification de la famille qu'il envisage ; néanmoins, il admet que c'est par un cloisonnement de cellules de l'anneau vasculaire qui sont restées indifférenciées, en dedans des premiers vaisseaux ligneux différenciés, que se forme le liber interne ; il affirme l'existence d'un tel processus pour *Lythrum salicaria*, *Melaleuca densa* ; par contre il est indécis pour *Oenothera odorata*, n'ayant pu préciser la limite de la moelle et de l'anneau vasculaire procambial de cette plante. Il en est de même pour *Campanula latifolia*, où l'auteur se contente de montrer qu'au point de vue génétique, le liber interne se rapproche plutôt des faisceaux que de la moelle.

Enfin Weiss introduit à l'appui de cette idée un fait nouveau : la présence du liber interne dans les pétioles ; de sorte que pour lui, le liber est une trace foliaire au même titre que le faisceau normal.

Ainsi donc, l'ensemble de ces travaux semblait avoir bien établi que le liber interne était une dépendance étroite du faisceau, de par son origine procambiale et aussi parce qu'il se trouvait dans des organes où la moelle n'existe pas.

Cependant, ce ne fut pas l'opinion d'Hérail (22), dans sa thèse sur les Dicotylédones. Après avoir étudié le développement de ce liber dans un certain nombre de familles : Solanées, Cestrinées, Asclépiadées, Cucurbitacées, etc., il rejette le terme de bicollatéral. « J'ai étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'a observé jusqu'ici, dit-il, je me suis surtout attaché au développement, et cette étude me contraint à rejeter l'expression de bicollatéral de M. de Bary qui ne me paraît guère devoir être conservée que pour une seule famille, celle des Cucurbitacées. » Il montre en effet que chez les Cucurbitacées, le liber interne provient du même procambium qui a donné naissance aux faisceaux normaux, et n'est pas séparé d'eux par du tissu conjonctif. Mais chez les Solanées, Cestrinées, Nolanées, Apocynées, Asclépiadées...,etc.,le liber interne est le plus souvent séparé des faisceaux par du tissu conjonctif, et n'a pas la même origine procambiale: il provient d'un cloisonnement de cellules médullaires ; il propose donc le nom de liber médullaire.

A cette conception nouvelle, se rallieront plus tard un certain nombre d'auteurs : mais auparavant, Lignier (29) dans son travail sur l' « Anatomie comparée des Calycanthées, Mélastomacées et des Myrtacées » essaye de concilier les deux thèses. Il met en évidence la présence de liber interne chez les Mélastomacées, et ne le considère que comme des « massifs libéro-ligneux médullaires réduits à leur tissu libérien ». Ailleurs, il croît devoir établir l'existence d'un liber primaire interne et d'un liber secondaire interne « aux dépens d'une zone cambiale peu active, entre le bois et le liber primaire interne ». Il aboutit à une conclusion identique pour les Myrtacées. De sorte qu'une même plante peut avoir un liber interne d'origine procambiale et d'origine cambiale, par un processus analogue à celui qui dans la zone externe de l'anneau vasculaire,donne bois et liber secondaires, entre bois et liber primaires; intérieurement, seul le liber prendrait naissance.

C'est ici qu'il nous faut remarquer un fait quant à la nature des études poursuivies par les auteurs : Elles ont toutes porté sur la tige et les feuilles. Cependant, Van Tieghem en 1867 avait signalé la présence de cette formation dans les grosses racines des Cucurbitacées, Aroïdées, etc., et en 1881, Gérard (14), dans sa thèse : « Recherches sur le passage de la tige à la racine » étudie des plantules de familles à faisceaux doubles. Les conclusions de ce dernier sont nettes : Il établit une dépendance étroite, absolue, entre liber interne et liber externe. Chez les Cucurbitacées, la portion libérienne extra-fasciculaire s'incline vers le bois et le recouvre latéralement ; elle s'isole ensuite et s'achemine lentement vers la face interne du faisceau. Chez les Solanées, la modalité est différente, mais la relation qui existe entre le liber interne et le liber externe, n'en est pas moins évidente.

De sorte que le caractère bicollatéral que Hérail avait combattu dans la tige en 1885, demeurait encore établi pour la racine, par le seul mémoire de Gérard.

En 1889, Lamounette (27) reprit la question : « Si les cellules médullaires, dit-il, jouissent dans la tige de la faculté d'évoluer de façon à donner du liber interne, pourquoi cette faculté cesserait-elle brusquement entre la tige et la racine, c'est-à-dire dans une région où la moelle conserve une grande activité, prouvée par l'accroissement rapide du cylindre médullaire ? » Il reprend donc l'étude du passage de la tige à la racine d'un certain nombre de plantules à liber interne, puis considérant comme indiscutables, les résultats d'Hérail, pour la tige, il se contente d'étudier le bourgeon terminal et les feuilles. Il arrive ainsi à donner au liber interne une double origine : Dans la tige et dans l'axe hypocotylé, il est médullaire ; dans les cotylédons et dans les feuilles, il se forme aux dépens des cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial.

J'aurai fréquemment l'occasion de revenir sur ce travail

de Lamounette, et je me borne à signaler pour l'instant, qu'avec Hérail qui a donné une origine médullaire au liber interne de la tige, il donne la même origine au liber interne de la racine.

Van Tieghem (42) en 1891, rappelle dans un article publié dans le *Journal de Botanique*, qu'il existe des formations semblables dans les racines d'un certain nombre de Dicotylédones et de Monocotylédones ; il propose différentes appellations, suivant que ce liber se rencontre dans la moelle (médullaire), dans le péricycle (péricyclique), ou dans le périderme de la feuille (péridermique). M[lle] Frémont (18), la même année, étudie les Oenothéracées et conclut que les tubes criblés peuvent se former hors du liber dans trois régions différentes de la racine ; une région primaire : la moelle, une région secondaire : le bois secondaire, et une région mixte : la moelle ultérieure. Tout cela nous laisse entendre que le caractère médullaire du liber interne ne fait plus de doute pour ces auteurs.

Cependant Scott et Brebner (37) toujours dans cette même année 1891, étudient le développement du liber interne dans les racines et parviennent à des résultats tout à fait opposés à ceux d'Hérail et de Lamounette : pour eux, le caractère bicollatéral est certain.

En 1893, Flot (19) revient à la tige ; il décrit et limite une zone périmédullaire dans laquelle se différencie le tissu criblé interne, et quoique ne citant jamais le mot de bicollatéral, il semble l'admettre quand il déclare dans sa conclusion que les premiers vaisseaux ligneux sont toujours séparés de la moelle par une ou deux cellules de l'anneau formatif qui forme la zone périmédullaire.

Enfin en 1900 Baranetzky (1), dans son mémoire sur les faisceaux bicollatéraux, note avec raison que la véritable source de discordance entre les auteurs, est la difficulté qu'il y a de limiter de façon précise l'anneau vasculaire et la moelle. Il combat la théorie de Hanstein (21) sur les « cou-

ches embryonales », dans les points végétatifs des plantes : « Le principe, dit-il, est fictif et doit être abandonné ». Par ailleurs, il prouve, après Hérail, que chez les Cucurbitacées (*Bryonia alba*) le faisceau criblé interne se différencie aux depens du faisceau desmogène ; il déclare néanmoins que les faisceaux bicollatéraux n'existent pas.

Le mémoire le plus récent, croyons-nous, est celui de Col (11) sur la course des faisceaux. L'auteur met en évidence de fréquents recouvrements du bois par le liber externe, ce qui entraîne la formation du liber interne. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette idée.

D'autres mémoires pourraient être cités, mais les uns ou les autres ne nous apprennent guère plus que ce rapide exposé qui nous permet de grouper tous les auteurs qui ont étudié cette question en deux écoles: les uns étant partisans d'une relation étroite du tissu criblé interne avec le faisceau normal, les autres au contraire affirmant son indépendance absolue en raison même de sa formation aux dépens des cellules médullaires. Lignier essaya bien de concilier les deux thèses, mais elles n'en demeurent pas moins irréductiblement opposées. D'autre part, les conclusions plus souples de Weiss tendant à assimiler les faisceaux libériens internes à des traces foliaires, n'ont pas été retenues par les auteurs.

Nous nous efforcerons d'établir dans ce mémoire, un certain nombre de faits qui nous aideront à comprendre et peut-être à éclairer cette question.

# PREMIÈRE PARTIE

## CHAPITRE PREMIER

### Tiges.

Bien que ce travail soit surtout affecté à l'étude du liber interne dans les plantules, il nous a paru utile de reprendre dans une première partie, les résultats obtenus par les auteurs, sur la tige, la feuille, la fleur.

On a vu précédemment que Hérail considère le liber interne de la tige comme provenant du cloisonnement de cellules médullaires, sauf chez les Cucurbitacées où les deux libers et le bois se différencient aux dépens du même méristème ; de sorte que pour cette famille et seulement pour elle, on doit admettre le caractère bicollatéral des faisceaux.

Il importe de remarquer que le terme de médullaire impliquant la différenciation du tissu criblé interne aux dépens de cellules qui sont toutes semblables, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue histologique, il s'ensuit que l'on peut considérer ce tissu comme ayant des possibilités de différenciation en un point quelconque de la moelle : ainsi les faisceaux normaux en seraient nettement distincts ; il n'en est nullement ainsi, et à part la famille des Mélastomacées où de Cordemoy, dans une étude récente, a signalé la présence de faisceaux libériens dans la moelle, les nombreuses études de tiges qui ont été faites montrent toujours un liber périphérique à ce tissu, si bien que certains auteurs comme

Van Tieghem, ont proposé de l'appeler pour cette raison : liber périmédullaire.

Une méthode intéressante en ce qu'elle permet de suivre les différents stades de la différenciation du liber interne, c'est l'étude du bourgeon terminal. Elle a été faite par Lamounette, qui s'est trouvé d'accord avec Hérail parce qu'il a pu, par un procédé qu'il n'indique pas, préciser les limites du procambium du côté de la moelle. Comme nous l'avons déjà vu, Baranetzky a montré en 1900 combien cette délimitation est difficile, voire impossible ; si l'on se base sur les dimensions des cellules, on constate qu'elles vont en augmentant régulièrement de l'anneau vasculaire vers la moelle et il en est de même des méats intercloisonnaires. Cette séparation des tissus vasculaires et médullaires, pratiquement irréalisable dans les parties jeunes d'une tige, l'est encore davantage dans les parties bien différenciées ; l'aspect d'éléments cellulaires petits, groupés sur une face d'un autre élément notablement plus grand, demeure le seul critérium possible mais non certain ; car, il faut bien le dire, les auteurs qui ont étudié cette zone de cellules à dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et celles de la moelle ne sont nullement d'accord : les uns rattachant cette région dite périmédullaire à la moelle elle-même, d'autres au contraire, comme Flot (19), laco nsidérant comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire. Et cette dernière opinion est extrêmement intéressante car elle permet de répondre d'un seul coup à toutes les objections faites à la théorie bicollatérale.

De toute façon, ce n'est pas en essayant de limiter de façon précise le tissu vasculaire du tissu médullaire qui sont deux tissus qui s'interpénètrent très intimement que l'on peut arriver à caractériser la nature du liber interne dans les tiges. Toujours par l'étude des bourgeons terminaux, c'est-à-dire dans ces régions de la tige où la différenciation des tissus n'a pas atteint son maximum, et permet de consta-

ter si ce n'est une certaine indépendance, du moins une localisation des éléments vasculaires différenciés, nous nous efforcerons de mettre en évidence les principaux stades du développement de ce liber dans les traces foliaires ; comment ces deux formations se comportent l'une vis-à-vis de l'autre ; en un mot, si liber interne et premiers éléments différenciés du faisceau, constituent un tout, ou sont indépendants.

## 1° *Vinca major* L.

Une coupe faite dans le deuxième entre-nœud à partir du sommet de la tige de *Vinca major*, nous montre des traces foliaires dans deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre, la différenciation des tissus étant plus accusée dans l'un que dans l'autre.

La trace la plus jeune est constituée par deux vaisseaux de bois (fig. IV, pl. V) subissant un début de lignification. Ils sont en contact immédiat avec des grandes cellules qui en profondeur, forment des méats avec les éléments plus internes. Latéralement à ce bois en formation, on trouve deux cellules allongées, en voie de division. L'une de ces cellules est immédiatement accolée au vaisseau ; l'autre est en rapport avec les éléments polygonaux du procambium ; plus extérieurement, un certain nombre de cellules ont un cloisonnement tangentiel et représentent l'assise génératrice libéro-ligneuse en formation.

L'autre trace est plus différenciée (fig. 1). Elle présente trois vaisseaux ligneux qui sont entourés de cellules plus ou moins allongées et dont quelques-unes présentent des cloisonnements. Dans la dernière assise de cellules en contact intérieurement avec des éléments plus grands avec méats intercloisonnaires, et séparée du bois par une rangée de cellules de parenchyme, on trouve des cellules qui se divisent pour donner naissance au liber interne. Tel est le

groupe de cellules *a* dont le cloisonnement en profondeur donne du liber (*li*). Ailleurs, il semble provenir du cloisonnement d'éléments qui par leurs formes et l'absence de méats intercloisonnaires se rattachent à tout le parenchyme vasculaire qui environne la trace ligneuse foliaire.

Au-dessus de la trace foliaire, on trouve d'abord des cel-

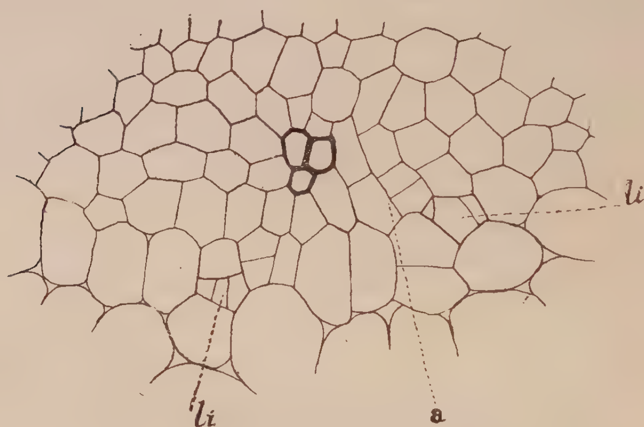



Fig. 1. — *Vinca major.* Trace foliaire montrant : *li*, liber interne différencié ; *a*, cloisonnements préliminaires.

lules de parenchyme, puis des cellules se divisant tangentiellement ; c'est l'assise génératrice secondaire, et enfin du liber externe bien développé. Cette assise génératrice est discontinue, si l'on considère l'ensemble de l'anneau vasculaire ; elle est nettement distincte seulement dans les deux traces foliaires les plus différenciées. Dans la zone interfoliaire, on trouve des cellules comme *a a' a''* (fig. II*b*, pl. V), en relations très étroites avec l'anneau vasculaire, qui sont en voie de division. Ces cellules sont sans méats du côté du procambium et peuvent en présenter au contraire du côté

médullaire, comme *a a'*, ou ne pas en présenter comme *a''*. Elles doivent être considérées comme génératrices de liber interne.

Dans l'autre trace foliaire, de même âge, ce qui nous a paru intéressant, c'est l'existence d'une ou deux assises de cellules qui autour des vaisseaux ligneux présentent une division orientée très obliquement par rapport à l'assise génératrice secondaire dont elle est complètement distincte. Nous pouvons la considérer, comme étant la continuation de l'activité de cellules semblables à celles qui sont accolées au vaisseau de bois, au début même de l'individualisation des traces foliaires. Il s'est formé ainsi (et il continue à se former) du parenchyme aux dépens de ces cellules ; une des cellules les plus périphériques, en contact immédiat avec de grands éléments présentant de larges méats intercloisonnaires, se divise et forme du liber interne.

Examinons maintenant un entre-nœud inférieur. Les traces foliaires présentent une différenciation bien plus accusée. Les cloisonnements sont plus actifs, et le liber interne (fig. II*a*, pl. V) se présente sous la forme de plages séparées des vaisseaux ligneux par une seule assise de cellules. D'autres cellules comme *i'* encore en contact avec le bois sont en voie de division ; et c'est dans les éléments repoussés le plus loin du bois vers la moelle, à la suite de l'activité observée plus haut que se forme le liber interne.

L'assise génératrice libéro-ligneuse toujours plus ou moins nette dans les zones interfoliaires, est nettement distincte dans les traces foliaires où quelques vaisseaux du bois secondaire sont déjà lignifiés. Au point de vue de la différenciation du liber interne, ces régions interfoliaires n'ont pas subi une évolution sensible par rapport au stade précédent. Il y a toujours des cellules comme *a*, *a'*, *a''*, qui se cloisonnent, mais nous ne sommes pas encore en présence de liber interne caractérisé.

Une coupe faite dans l'entre-nœud inférieur est intéressante

en ce que le liber est réparti à la partie interne de tout l'anneau vasculaire au lieu d'être localisé seulement dans les traces foliaires. Celles-ci qui deviennent de plus en plus saillantes à l'intérieur de la moelle, présentent deux plages libériennes dont les rapports avec la moelle et le faisceau sont les suivants : Les deux vaisseaux de bois *v v'* (Fig. I*a*, pl. V) sont entourés par des cellules plus ou moins allongées en contact avec les îlots libériens. Elles sont sans méats et par leurs dimensions, elles se rattachent aux éléments vasculaires les plus externes. Du côté interne, ces cellules présentent des méats intercloisonnaires avec d'autres cellules plus grandes et à contours plus arrondis : et ainsi nous passons insensiblement à la moelle. Le liber est également en contact du côté interne avec une grande cellule analogue.

Certains éléments de ce liber ont une orientation nette montrant qu'ils ont pris naissance à la suite de cloisonnements tangentiels, ayant rejeté les premiers éléments formés du côté de la moelle (*li.*). Mais des cloisonnements en tous sens peuvent également se produire ; et enfin des éléments orientés peuvent avoir leur orientation détruite par des divisions ultérieures, se produisant dans un sens quelconque.

En résumé, le parenchyme qui englobe la quasi-totalité de l'îlot libérien est le même que celui qui englobe la trace foliaire ligneuse. Les auteurs le considéraient jusqu'ici comme un tissu de séparation alors qu'il se comporte comme un tissu de liaison du liber au reste du faisceau ; et comme liber et parenchyme reposent sur des éléments notablement plus grands avec de larges méats intercloisonnaires, nous y trouvons une raison de plus pour séparer cet ensemble du tissu médullaire.

Ce parenchyme est du parenchyme vasculaire, qui, originellement, s'est présenté sous la forme de cellules accolées aux vaisseaux du bois et se sont ensuite divisées. Et c'est dans quelques-uns des éléments résultant de cette divi-

sion que le liber interne des traces foliaires s'est différencié.

Les régions interfoliaires présentent à ce stade une différenciation du liber interne très nette. Nous avons vu précédemment que l'on pouvait assimiler les cellules les plus internes de l'anneau vasculaire qui se divisent à du liber interne en formation. Nous retrouvons maintenant des cellules semblables en voie de division (pl. V, fig. I*b*) (*c. g. li.*) Mais nous en trouvons également d'autres plus différenciées et se présentant de telle sorte qu'on ne puisse les considérer que comme résultant du fonctionnement d'une assise génératrice (*a. g. li.*). On ne peut pas les rattacher au tissu secondaire car elles en sont nettement séparés par une assise de cellules polygonales sans méats intercloisonnaires, dont certains éléments sont même en voie de division. Cette assise génératrice résulterait de la division simultanée de quelques cellules comme *a a*'' (fig. II*b*, pl. V) qui au lieu d'être isolées, seraient en contact les unes avec les autres. Elle ne peut donc être comparée en aucune façon à l'assise génératrice libéro-ligneuse secondaire, beaucoup plus régulière. Mais le processus que nous venons d'observer n'est nullement uniforme ; ailleurs, en effet, nous sommes beaucoup plus indécis et ne pouvons que rattacher le liber interne à la division soit de cellules vasculaires, soit de cellules à caractères apparemment médullaires ; il est absolument impossible de rapporter ces cellules à l'un quelconque des deux tissus. Tout ce que l'on peut dire, c'est qu'en se divisant, elles donnent naissance à une assise de parenchyme qui vient doubler l'assise qui séparait déjà ces cellules des vaisseaux ligneux. Certains des éléments libériens présentent des cloisonnements tangentiels successifs ; mais les cellules ainsi formées sont ensuite l'objet de divisions se produisant en tous sens.

Enfin, au stade le plus différencié, le liber interne de tout l'anneau vasculaire se présente sous la forme de plage

isolées les unes des autres, par des grandes cellules, parfois en contact immédiat avec des vaisseaux ligneux, le plus souvent séparées d'eux par une ou deux assises de cellules du parenchyme vasculaire. Les traces foliaires sont toujours saillantes dans la moelle : le liber interne y est plus serré, plus abondant que dans les régions interfoliaires.

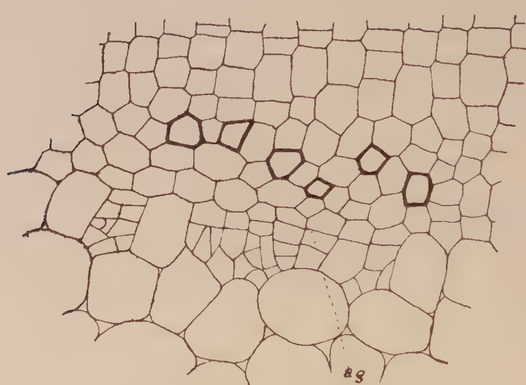



Fig. 2. — *Vinca major.* Aspect d'assise génératrice en dedans de l'anneau vasculaire ; *ag*, assise génératrice.

En résumé, si le liber interne des traces foliaires doit être rattaché comme origine, au cloisonnement des cellules en contact avec les premiers vaisseaux lignifiés, cloisonnement qui aboutit à la formation d'un parenchyme essentiellement vasculaire, dans lequel se différencient les éléments libériens, nous ne pouvons qu'être indécis quant aux zones interfoliaires. Il y a bien des cellules se divisant à la partie la plus interne de l'anneau vasculaire ; mais le développement ultérieur nous montre une double évolution de ce liber. D'un côté, il apparaît comme résultant du cloisonnement de cellules suivant un processus analogue à celui d'une

cellule génératrice de tissu secondaire comme le bois ; parfois même, il y a un aspect de véritable assise génératrice, mais il résulte de cellules comme *a, a', a''* (fig. II*b*, pl. V) fig. 2), groupées accidentellement en quelque sorte, car l'orientation du cloisonnement dans le sens tangentiel n'est ni nécessaire, ni indispensable à la formation du liber interne ; d'un autre côté, il apparaît comme une division de cellules qui aboutirait : d'une part à la formation de parenchyme et d'autre part à du liber. Ces cellules ne peuvent être attribuées soit à l'anneau vasculaire, soit à la moelle ; mais par leur évolution ultérieure, elles tendent à se fusionner avec des éléments incontestablement vasculaires, bois secondaire et parenchyme vasculaire, et deviennent dès lors fasciculaires au même titre que le liber interne des traces foliaires.

### 2° *Solanum nigrum* L.

Le sommet végétatif de la tige de *Solanum nigrum* présente dans une section transversale au niveau d'un nœud, une différenciation des tissus à peine plus accentuée que dans le pétiole voisin. Nous allons étudier tout d'abord la structure vasculaire de la tige. Nous ne trouvons dans l'anneau vasculaire que deux régions opposées, où la différenciation du liber externe s'accompagne d'une différenciation ligneuse : ce sont des traces foliaires, présentant chacune du liber interne (fig. 3, I et II). L'une de ces traces (II), celle qui se trouve du côté opposé au pétiole, a une disposition de ce liber tout à fait caractéristique : il provient incontestablement du cloisonnement d'une cellule en contact immédiat avec les vaisseaux ligneux ; de cette division est résultée une cellule parenchymateuse accolée au bois et des éléments libériens. De part et d'autre de la cellule que nous venons de considérer, nous trouvons deux éléments évoluant dans

le même sens, la différenciation y étant moins accusée. L'ensemble est limité du côté interne par de grandes cellules avec méats intercloisonnaires, et du côté externe par des cellules petites, polyédriques, sans méats représentant du tissu vasculaire à l'état procambial et englobant le faisceau que nous venons d'étudier.

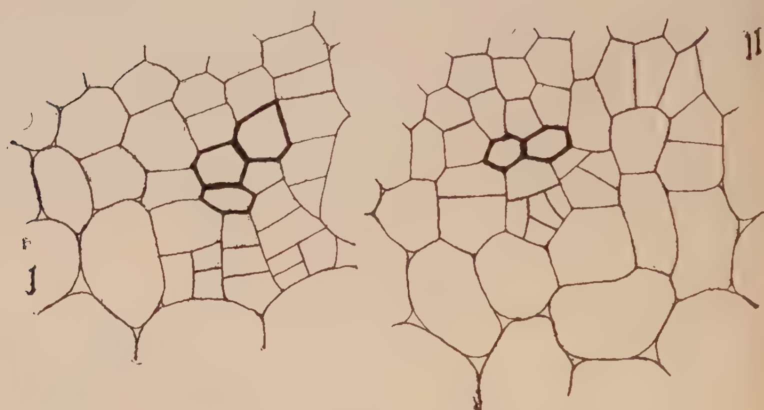



Fig. 3. — *Solanum nigrum.* I et II. Traces foliaires avec différenciations très caractéristiques du liber interne se produisant dans les deux cas, dans des éléments accolés au bois, et avec formation d'un nombre variable de cellules intermédiaires.

L'autre trace foliaire est plus différenciée ; de même qu'au stade précédent, l'assise de cellules séparant le liber interne du bois se rattache originellement à la cellule même aux dépens de laquelle se forme ce liber. La figure 3, I, montre que ces cellules ont été l'objet de cloisonnements tangentiels répétés, les plus éloignées du bois se comportent comme génératrices du liber proprement dit ; les plus rapprochées ou même celles en contact avec le bois restant à l'état parenchymateux.

La zone interfoliaire présente un anneau vasculaire à

l'état procambial où seul le liber externe est bien différencié. Les autres cellules sont toutes franchement polygonales. On y distingue cependant l'amorce d'une assise génératrice libéro-ligneuse. Intérieurement, on passe insensiblement à des éléments de plus en plus grands avec des méats de plus en plus élargis constituant la moelle. Nombre de ces cellules

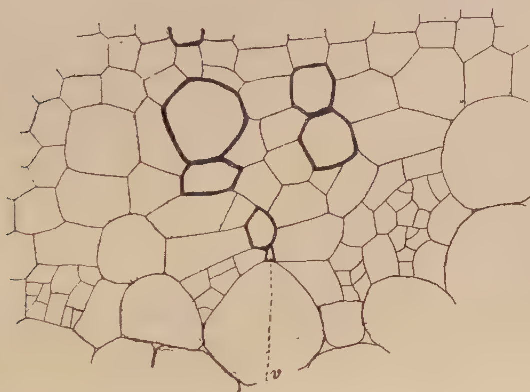



Fig. 4. — *Solanum nigrum*. Trace foliaire plus âgée avec liber interne. *v* premiers vaisseaux différenciés.

sont en voie de division, mais nous ne pouvons les considérer comme génératrices du liber interne ; car, certaines d'entre-elles sont isolées dans un ensemble incontestablement médullaire. Ces divisions s'expliquent, croyons-nous, par l'état jeune des tissus que nous envisageons ; beaucoup des cellules ainsi formées ne subissent pas d'évolution autre que celle de la cellule mère ; et pour les autres, il est possible que les plus proches de l'anneau vasculaire, — certaines sont même en contact avec le début de l'assise génératrice secondaire, — donnent plus tard du liber interne, mais rien ne nous permet de le certifier d'une manière absolue.

Dans un entre-nœud plus âgé, les traces foliaires sont plus

nombreuses et plus différenciées.Cependant les premiers vaisseaux de bois apparus sont en voie de disparition (fig. 4, *v.*) ; de part et d'autre de ces vaisseaux, on trouve des cellules allongées qui se cloisonnent ; dans l'une d'elles, le liber interne est bien différencié ; puis, séparée des vaisseaux ligneux par une ou deux assises de parenchyme, on trouve une plage libérienne en contact immédiat avec de grands éléments ; les plus petites cellules en contact ne forment pas de méats, les plus grandes en forment au contraire ; elles peuvent être assimilées à du parenchyme libérien. La figure 4 montre que ce ne sont pas seulement les cellules destinées à former du liber qui se cloisonnent ; d'autres plus externes, et situées entre deux vaisseaux de bois, se divisent également. Il convient de considérer ces cellules comme devant donner par leurs cloisonnements, le parenchyme qui plus tard séparera l'anneau vasculaire des îlots de liber interne, lorsque les traces foliaires ligneuses d'origine primaire auront disparu.

Entre les traces foliaires (fig. 5), nous trouvons le plus souvent une assise génératrice libéro-ligneuse bien distincte ; mais la même coupe montre une zone interfoliaire constituée par des petites cellules, régulièrement polygonales, avec ici et là, pénétrant dans sa masse, des cellules plus grandes à contours plus ou moins arrondis, et il n'y a aucun indice d'assise génératrice. On trouve, bien plus, à l'intérieur du liber interne ; il provient indubitablement du cloisonnement d'un élément à dimensions beaucoup plus grandes que ceux où se forme le liber externe. Nous avons déjà dit combien il est difficile de séparer ces deux tissus ; aussi, devons-nous nous borner à étudier les rapports morphologiques que la zone de cellules contenant le liber présente avec le faisceau et avec la moelle. Ce sont des cellules qui ont encore une forme polygonale ; les contours, quoique plus ou moins arrondis, ne forment pas de méats intercellulaires. Elles sont plus grandes que les cellules du tissu procambial, mais elles sont plus petites que les cellules médullaires. Nous sommes

donc toujours en présence de cette zone de tissu intermédiaire entre la moelle et les faisceaux ; cette zone dans *Solanum nigrum* paraît être plus importante que dans l'exemple précédent et cela explique la position si éloignée du liber par rapport à l'anneau procambial. Ce n'est donc pas l'étude du liber au début de sa différenciation qui peut nous inté-

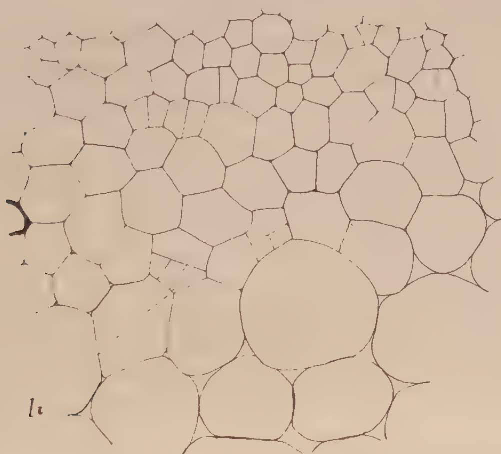



Fig. 5. — *Solanum nigrum*. Zone interfoliaire : *li*, liber interne

resser, c'est ce qu'il devient par la suite. S'il est réellement périmédullaire il n'aura aucune relation avec le faisceau ; si par contre il est fasciculaire, il se liera intimement avec l'anneau vasculaire comme dans *Vinca major* par exemple.

Il nous faut donc étudier une tige où la différenciation des tissus est plus accusée ; mais auparavant, nous pouvons conclure immédiatement quant à la nature du liber interne des traces foliaires en déclarant que son caractère fasciculaire ne fait aucun doute. D'abord différencié au contact même des vaisseaux ligneux, il s'en sépare ensuite, en formant d'abord une assise de cellules parenchymateuses à sa

limite avec le bois ; puis, la trace ligneuse s'enfonce de plus en plus vers l'intérieur du cylindre central, disparaît, tandis que des cellules du parenchyme sus-jacent se divisent et séparent le liber de l'anneau vasculaire.

Dans une tige plus âgée, l'anneau vasculaire présente une assise génératrice libéro-ligneuse continue ; mais certaines zones seulement présentent un faisceau ligneux secondaire bien différencié ; l'anneau vasculaire y est très épais, tandis qu'il est plus étroit dans les régions intermédiaires où la moelle forme par conséquent des plages de grandes cellules séparant les parties les plus internes des faisceaux ; d'une façon générale, le liber interne tend à prédominer sur le liber externe. Dans les parties épaisses de l'anneau vasculaire, le liber interne, très abondant, garde avec le faisceau les relations que nous avons déjà observées précédemment. Il fait partie d'un ensemble de petites cellules à membranes assez épaisses qui ne sont rien de moins parfois que des éléments du tissu secondaire, bien caractérisés par leur alignement dans le sens radial. Les traces des vaisseaux primaires sont encore visibles, mais seulement sous la forme de lacunes intercellulaires. Enfin, là où le bois n'est pas encore bien différencié, on trouve entre le cambium et le liber interne, d'abord une assise de grandes cellules allongées comme des cellules du cambium, et enfin des cellules plus ou moins arrondies avec des méats, et c'est dans ces dernières que l'on trouve le liber interne. En résumé, il y a à ce niveau individualisation de l'assise génératrice dans tout l'anneau vasculaire ; activité plus grande de cette assise dans certaines zones où alors le liber interne est fasciculaire ; tandis que dans les régions de moindre activité, le liber interne a plutôt le caractère périmédullaire.

A un niveau inférieur, des relations avec l'anneau vasculaire s'effectuent par des vaisseaux du bois secondaire qui apparaissent très près du liber interne ; mais cela n'a rien d'absolu, et si l'on considère la zone des cellules où l'on trouve

ce liber, son caractère périmédullaire ne fait aucun doute.

Deux sortes de considérations nous permettront de fixer autrement la nature de ce liber. D'abord, c'est sa position : il est toujours très rapproché des grandes plages ligneuses qui pénètrent profondément dans la moelle, plages qui se trouvent dans 2 plans perpendiculaires l'un sur l'autre et que nous considérons dès lors comme des traces foliaires ; d'autre part, lorsque nous arrivons près de la racine, ces îlots libériens disparaissent ; le liber interne est à ce moment étroitement localisé dans ces mêmes traces foliaires.

De ces dernières observations nous pourrions conclure que le liber interne des zones interfoliaires, se rattache à celui de la zone foliaire ; il s'en est séparé et finit en aveugle peu avant l'insertion de la tige avec la racine. Dans l'intervalle, des relations d'ordre secondaire ont pu s'effectuer avec l'anneau vasculaire : nous revenons ainsi aux conclusions que nous avons déjà faites sur le liber interne des traces foliaires elles-mêmes.

Avec des résultats si contradictoires nous sommes bien obligé d'admettre, qu'originellement le liber interne est fasciculaire ; mais dès que la plante a atteint un certain développement, il se différencie dans les régions situées entre les traces foliaires, du liber interne qu'on peut rattacher à ces traces, sans que l'on puisse donner une certitude quelconque à ce sujet.

### 3° *Fuchsia coccinea.*

Une coupe faite dans le sommet végétatif de *Fuchsia coccinea*, au niveau du premier nœud, montre entre les deux renflements pétiolaires, une tige où l'anneau vasculaire est encore à l'état procambial. Seules, quelques cellules à reflets nacrés et fixant plus fortement l'hématoxyline représentent

des tubes criblés externes. Par contre, les pétioles ont tous les éléments du faisceau différenciés avec du tissu secondaire en formation ; on y trouve aussi du liber interne qui est au début de son développement et est bien moins abondant que le liber externe. Ses rapports avec le faisceau et le parenchyme sus-jacent, sont très intéressants en ce qu'ils nous permettent de constater une fois de plus ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major.*

Entre les vaisseaux ligneux, et pénétrant dans le faisceau, on trouve des petits éléments polygonaux sans méats intercloisonnaires ; et aussi, des cellules allongées, en contact extérieurement avec les cellules les plus internes du tissu secondaire, et intérieurement avec de grandes cellules avec méats de plus en plus grands au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la zone foliaire ; ces éléments allongés sont en voie de division (fig. 6) ; l'un d'entre eux a été l'objet d'une division transversale, puis d'une division longitudinale dans l'une des cellules formées. L'autre élément s'est d'abord cloisonné transversalement comme le précédent ; dans la plus petite cellule formée, des cloisonnements ultérieurs donnent du liber interne. Dans la plus grande, une nouvelle division transversale a amené la formation de deux cellules de parenchyme. Il importe de remarquer immédiatement que cette grande cellule aux dépens de laquelle se sont formés les éléments que nous venons d'étudier, est en contact à la fois avec du bois primaire et avec du tissu secondaire qui n'a pas encore subi de lignification, et enfin une cellule plus petite, en contact avec deux vaisseaux primaires, présente également une division transversale. L'ensemble a l'aspect d'assise génératrice que nous avons déjà remarqué dans *Vinca major* pour la zone interfoliaire. Mais en fait ce ne sont que des cellules génératrices.

Une coupe faite à un niveau inférieur montre un anneau vasculaire avec des vaisseaux ligneux bien différenciés en deux points différents. La tige légèrement déprimée

d'un côté, indique le départ qui s'est déjà effectué plus bas, de la 4e feuille et de son bourgeon axillaire. De l'autre côté de la tige par contre, le pétiole et le bourgeon axillaire ne sont individualisés qu'au point de vue anatomique.

Dans l'une des traces foliaires, le liber interne n'est représenté que par un seul élément qui s'est différencié dans une

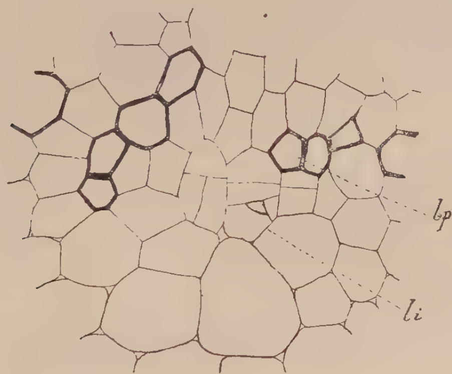



Fig. 6. — *Fuchsia coccinea.* Partie supérieure du faisceau d'un jeune pétiole, avec liber interne bien différencié ou peu différencié : *bp*, bois primaire ; *li*, liber interne.

grande cellule, en contact d'une part avec le tissu secondaire et un vaisseau de bois, et d'autre part avec une cellule qui ne diffère des autres cellules du parenchyme que par ses dimensions plus grandes et par les méats intercloisonnaires qu'elle forme avec les cellules plus internes. Quant à l'élément dans lequel s'est formé le liber interne, il est hexagonal et semble n'appartenir qu'au tissu secondaire lui-même (fig. 7, I).

L'autre trace foliaire est dépourvue de liber interne. Les vaisseaux de bois sont en contact intérieurement avec des cellules polygonales, dont l'ensemble s'insinue parfois entre

les vaisseaux, ce qui prouve une certaine relation entre les deux tissus.

Les régions interfoliaires de l'anneau vasculaire présentent encore peu de liber interne ; l'assise génératrice libéro-ligneuse n'est pas individualisée et seul le liber externe est différencié. Ça n'est que près des faisceaux doubles que

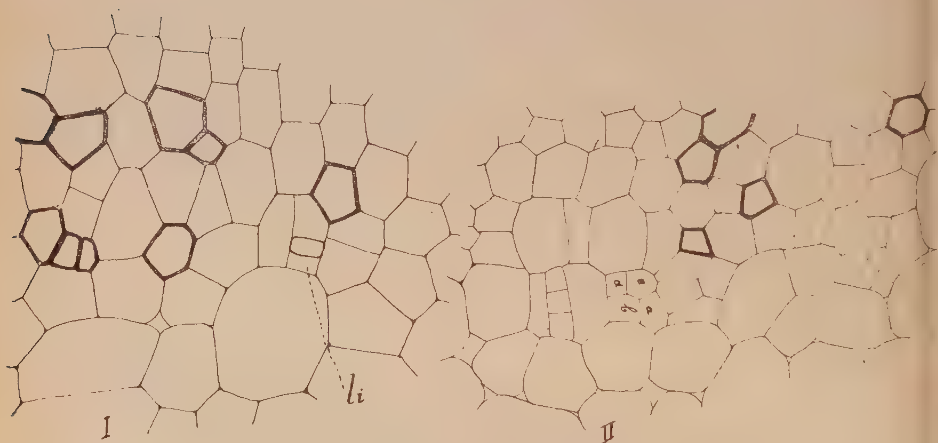



Fig. 7.— *Fuchsia coccinea*, I. Trace foliaire avec différenciation du liber interne, *li*. II, partie interne de faisceau dans bourgeon axillaire avec grand développement de tissu entre liber interne et bois.

l'on trouve du liber interne différencié dans des éléments semblables à ceux de la zone vasculaire.

Dans le bourgeon axillaire, les tissus sont déjà bien différenciés ; les faisceaux sont représentés par deux traces foliaires situées dans un même plan et présentant du liber interne ; il est séparé du bois au moins par deux cellules et contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'ici, il se forme tantôt aux dépens de grands éléments à contours arrondis et avec méats, tantôt suivant un processus analogue à ceux que nous avons déjà indiqués : il ne se présente

alors que comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire (fig. 7, II). L'une des traces (celle qui est figurée) présente une disposition particulière qu'il convient de signaler: à partir du vaisseau de bois le plus interne, il y a un amas de petites cellules hexagonales orientées de telle sorte qu'elles semblent avoir pris naissance aux dépens d'une assise génératrice perpendiculaire à l'assise formant le cambium ; ce sont des petits éléments séparant la grande cellule où s'est différencié le liber interne du bois. Ceci nous entraîne à admettre que le liber interne se trouve d'autant plus éloigné du bois qu'un tissu intercalaire se développe entre eux ; nous retrouvons ainsi chez *Fuchsia*, ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major* : la position du liber interne est fonction du développement toujours possible d'un tel tissu (fig. 7, II, *a b c d*).

A un stade ultérieur, nous sommes en présence de quatre traces foliaires, bien différenciées, tandis que les régions intermédiaires présentent un tissu secondaire bien caractérisé, bien que n'ayant subi encore aucune lignification ; dans les traces foliaires, le liber interne s'est intimement lié au cambium et ne semble plus être qu'une dépendance de ce dernier ; nous retrouvons en effet à ce niveau, un aspect de cellules semblable à ce que nous avons vu au début de la différenciation du tissu conducteur de cette plante ; dans les zones interfoliaires, le liber interne se forme suivant un processus assez analogue à ce que nous avons constaté précédemment pour le bourgeon axillaire. La figure 8 montre du liber interne séparé par une assise de cellules des vaisseaux ligneux, et différencié dans des éléments dont les uns comme *l* s'apparentent par leurs dimensions aux cellules du cambium, et les autres comme *l'* proviennent du cloisonnement d'une grande cellule avec méats du côté interne ; ce cloisonnement a donné naissance aux quatre éléments *a*, *b*, *c*, *d*, et le liber commence à se différencier dans ce dernier.

En somme, si originellement nous avons vu du liber in-

terne se différenciant aux dépens d'un parenchyme incontestablement vasculaire, il semble qu'en évoluant, ce liber se comporte de manière différente, soit qu'il maintienne sa liaison avec le faisceau, soit au contraire qu'il s'en sépare. Mais nous n'avons encore étudié jusqu'ici que des tissus jeunes ; et de même que pour *Solanum nigrum*, l'étude d'une

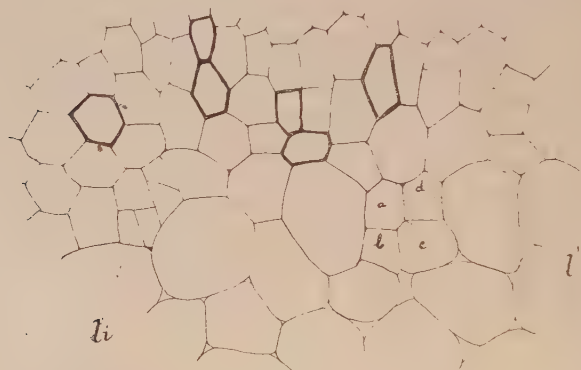



Fig. 8. — *Fuchsia coccinea.* Partie interne de l'anneau vasculaire dans une zone interfoliaire.

tige adulte de *Fuchsia* nous montrera ce qu'il advient de ce dernier caractère.

Une telle tige présente un cylindre central pourvu d'un anneau vasculaire très épais ; nous devons tout d'abord faire remarquer une certaine similitude d'aspect entre les deux libers. Le liber externe est en plages isolées les unes des autres par des grandes cellules qui se trouvent dans le prolongement d'un des rayons du tissu secondaire ; avec une disposition moins régulière, le liber interne est également sous forme d'îlots séparés par de grands éléments qui ne sont rien de moins que le rayon secondaire prolongé, ou au contraire par des grandes cellules en rapport avec la moelle,

et enfin ces deux groupes d'éléments sont assez souvent associés.

A la limite de la moelle et du bois secondaire, existe toute une zone de tissu parenchymateux avec des cellules petites et à contours plus ou moins polygonaux, tantôt orientées comme si elles résultaient du fonctionnement d'une assise génératrice, tantôt au contraire, se présentant comme si elles résultaient du cloisonnement sur place d'une seule cellule. Noyés dans ce parenchyme, se trouvent :

1° Des traces de bois primaire en voie de régression ;

2° Les grandes cellules dont il a été question plus haut ;

3° Le reste du tissu est du liber interne accompagné de parenchyme libérien. Fait très important : bien que nous soyons ici en présence d'une tige adulte, on trouve souvent du liber différencié dans une cellule accolée à la trace de bois primaire (fig. 9 *b* et *li*) et séparée du bois secondaire par une ou deux assises de cellules de parenchyme dont on ne peut dès lors contester la nature vasculaire, d'autant plus que certains des éléments de ce tissu intercalaire ne sont autre chose que les éléments les plus internes de rayons secondaires. Quand le vaisseau de bois *b* disparaîtra, il est clair que le liber apparaîtra très éloigné de l'anneau ligneux, mais ceci ne doit nullement nous le faire considérer comme médullaire d'après ce que nous venons de voir.

Ailleurs, le liber s'est différencié dans les cellules les plus internes d'un ensemble qui résulte de l'activité d'un certain nombre d'éléments ; le cloisonnement s'oriente en assise génératrice qui fonctionne de dehors en dedans, mais c'est le seul rapprochement que l'on puisse faire avec l'assise libéro-ligneuse ; nous avons observé les même faits pour *Vinca* et *Solanum nigrum*. De toute façon il y a ou cellule génératrice ou fausse assise génératrice ; cette dernière est discontinue, et son fonctionnement est irrégulier. Les premières cellules formées ne tardent pas en effet à se diviser en tous sens ; ainsi se forment : liber interne et parenchyme intercalaire,

qui constitue dès lors un tissu de liaison, car leur origine est commune.

### 4° *Convolvulus arvensis* L.

La différenciation du tissu secondaire est très rapide chez cette plante ; alors que la tige n'a encore que 1 mill. de dia-

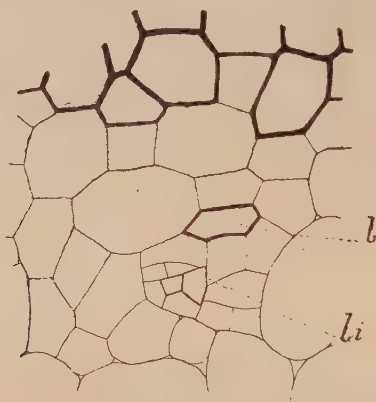



Fig. 9. — *Fuchsia coccinea.* Liber interne demeurant en contact avec du bois primaire dans une tige adulte : *b*, bois primaire ; *li*, liber interne.

mètre, l'assise génératrice libéro-ligneuse est bien individualisée et a déjà fonctionné. Le liber externe forme un anneau sous-péricyclique assez régulier ; mais le bois n'est encore représenté que par des vaisseaux du procambium au nombre de un ou de deux se trouvant dans les plans foliaires. Nous distinguons ici quatre traces foliaires perpendiculaires l'une sur l'autre, deux à deux. Les trachées primitives peuvent être séparées des grandes cellules médullaires par une ou deux assises de petites cellules, la première surtout étant formée d'éléments polygonaux absolument semblables à

ceux de l'anneau vasculaire dans sa région la plus centrale ou la plus externe ; la deuxième assise est formée d'éléments plus allongés dans le sens radial, dont certains se cloisonnent transversalement, et ils sont mêlés à des cellules semblables à celles de la première assise (fig. 10, II).

Une autre trace, par contre, à son vaisseau séparé des grandes cellules de la moelle par des éléments de dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et de la

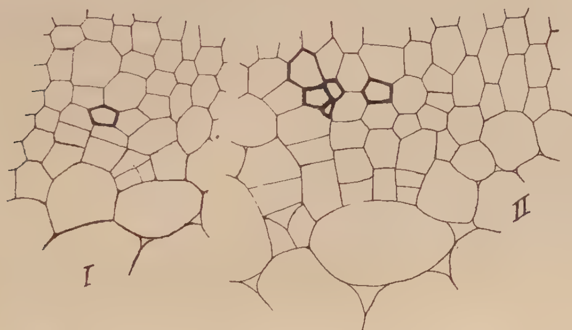



Fig. 10. — *Convolvulus arvensis* I et II. Traces foliaires montrant l'activité des cellules en dedans du bois avec différenciation du liber interne.

moelle (fig. 10, I) ; ces cellules sont légèrement allongées radialement et ont aussi un cloisonnement transversal nettement distinct de celui qui au-dessus forme le tissu secondaire. Une de ces cellules sépare de la trace ligneuse, un élément libérien interne déjà différencié. Dans les autres parties de l'anneau vasculaire nous trouvons : liber externe, tissu secondaire et intérieurement, ce dernier est en contact avec des éléments polygonaux sans méats intercellulaires et de dimensions variables.

D'une manière générale, l'anneau vasculaire présente l'aspect suivant :

1° Extérieurement, une zone de petites cellules plus ou

moins allongées radialement et fixant très bien l'hématoxyline : liber externe et parenchyme vasculaire en font partie.

2° Une zone centrale fixant moins l'hématoxyline, avec des éléments plus élargis, qui gardent leur allongement dans le sens radial : c'est le tissu secondaire en formation.

3° Une zone interne reproduisant par endroits l'aspect des cellules de la zone externe bien qu'ayant une moindre régularité dans la disposition des éléments. Cette zone fixe également très bien l'hématoxyline et c'est là que se rencontrent les traces ligneuses primaires, et les premières différenciations du liber interne.

Une coupe faite plus bas dans la tige à un niveau d'insertion de pétiole montre au point de vue du liber interne une différenciation peu différente de celle qu'on a constatée précédemment. Dans certaines traces, les vaisseaux de bois sont plus nombreux et le tissu intercalé entre le liber interne et ces vaisseaux est très actif. Le cloisonnement des éléments qui le compose simule celui du cambium, mais en est toutefois distinct ; néanmoins, je ne vais pas jusqu'à considérer comme impossible la présence dans ce tissu intercalaire d'éléments les plus internes du tissu secondaire.

La trace foliaire correspondant à l'insertion du pétiole est aussi très intéressante ; on y trouve des vaisseaux de bois dont plusieurs issus du procambium sont en voie de disparition ; ils laissent place à des cellules qui sont toutes en voie de division. On peut donc déclarer, qu'accolés à la trace ligneuse, se trouvent un certain nombre d'éléments qui se comportent comme un véritable cambium ; de là, on passe brusquement à des grandes cellules dont certaines sont très actives. Ultérieurement, il se formera du liber aux dépens de ces éléments.

A un niveau inférieur, les traces ligneuses sont plus nombreuses. Nous en distinguons cinq. La trace qui présente le plus grand nombre de vaisseaux de bois, et qui correspond à l'insertion du pétiole précédemment étudié, montre tou-

jours la même activité des éléments du tissu interne ; et c'est ici que nous constatons la présence de cellules libériennes bien différenciées, en contact intérieurement avec des grandes cellules avec lesquelles elles ne forment pas de méats.

Dans une trace plus jeune représentée par un seul vaisseau de bois primaire en voie de disparition, les cellules qui se trouvent de part et d'autre sont orientées comme pour former une assise génératrice ; une cellule en contact avec le bois est également en voie de division ; enfin, plus à l'intérieur, le liber est bien différencié. L'ensemble se présente comme résultant d'un cloisonnement partant de la trace ligneuse vers la moelle. Certaines des rangées de cellules ainsi formées se confondent avec celles du tissu secondaire, mais les autres en demeurent parfaitement distinctes. Les trois dernières traces foliaires que l'on observe à ce niveau, présentent dans l'ensemble les mêmes caractéristiques.

Il y a une chose plus importante à observer ; le tissu secondaire est bien développé, mais aucune lignification ne s'est encore produite. Latéralement à une trace ligneuse qui est noyée dans le cambium on trouve en dedans de l'anneau vasculaire des cellules qui sont orientées comme si elles appartenaient au tissu secondaire, ou plus exactement à la partie génératrice de ce tissu. Une de ces cellules est en effet cloisonnée transversalement et en contact avec des éléments tantôt plus grands, tantôt de mêmes dimensions que ceux de l'anneau vasculaire, et qui disposés sur une même ligne transversale sont également tous cloisonnés dans le même sens que la première cellule accolée au vaisseau de bois; l'ensemble rappelle une assise génératrice, fait que nous avons déjà mis en évidence pour les plantes précédemment étudiées. Ces cellules qui se divisent font partie de la troisième zone que nous avons distinguée plus haut et d'autre part elles semblent n'être autre chose que les éléments les plus internes du tissu secondaire lui-même : je considère le fait

comme certain au moins pour certaines cellules. Il y a déjà du liber, et si l'on juge aux dimensions des éléments dans lesquels il s'est différencié, ce liber interne est d'origine procambiale. Les cellules qui vont résulter de l'activité des éléments que nous avons considérés, vont former d'autre liber (et celui-là sera secondaire ou d'origine cambiale), et un tissu parenchymateux qui isolera le liber ainsi constitué de l'anneau ligneux secondaire : c'est ce que nous verrons par la suite.

Dans une autre région interfoliaire, nous retrouvons de tels cloisonnements, mais ils n'ont affecté que deux cellules isolées l'une de l'autre ; elles sont ici nettement distinctes de l'anneau vasculaire, mais n'en diffèrent pas beaucoup quant à leurs dimensions. Il est, je pense, curieux de constater que ces cellules génératrices de liber ne forment pas de méats avec les grandes cellules avec lesquelles elles sont en contact intérieurement, alors que d'autres qui se trouvent sur la même rangée transversale et qui gardent le caractère parenchymateux en présentent.

Des coupes faites à des niveaux inférieurs montrent seulement l'accentuation rapide de la différenciation du liber interne qui forme maintenant de véritables plages pénétrant profondément dans la moelle. Certaines cellules entre le bois et le liber présentent une cloison transversale, et si ces cellules sont groupées, nous retrouvons alors l'aspect d'assise génératrice que nous avons vu plus haut. Les régions interfoliaires n'offrent plus de particularités bien importantes ; elles sont d'ailleurs très réduites, car il n'y a plus à proprement parler à ce niveau de faisceaux de bois ; la lignification s'est déjà produite sur une grande partie de l'anneau vasculaire, et les traces ligneuses foliaires s'effacent quelque peu ; c'est à ce niveau surtout que nous avons constaté l'évolution libérienne de la cellule du tissu secondaire la plus interne. Mais le plus souvent le liber est séparé du bois par des éléments qui se comportent comme un véritable

cambium dont l'activité aboutit à la formation d'un tissu qui est soit du parenchyme, soit du liber. L'assise génératrice que nous avons observée au-dessus n'a pas d'autre évolution.

Et maintenant que nous savons comment se différencie le liber interne de *Convolvulus arvensis*, il nous est plus facile d'interpréter la disposition de ce liber dans une tige adulte. Dans une telle tige, l'anneau vasculaire se compose de :

1° Liber externe ;

2° Anneau ligneux secondaire ;

3° Parenchyme au nombre de une, deux ou même trois

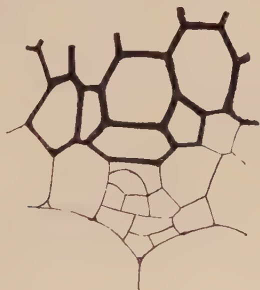


Fig.11. — *Convolvulus arvensis.* Liber interne dans cellule la plus interne de cambium.

assises séparant le tissu secondaire du liber interne. Le plus souvent, surtout lorsque l'on observe une plage importante de liber, on trouve dans cette 3e partie une assise génératrice bien distincte au-dessus des éléments libériens. La persistance de cette assise nous oblige à lui accorder un rôle prépondérant dans la formation du liber et du tissu qui s'intercale entre cette formation et le bois ; son origine, nous l'avons vu, est essentiellement vasculaire, de sorte qu'il convient de ne pas considérer le tissu auquel il donne naissance comme un tissu de séparation. Nous résumerons toute notre pensée, en déclarant qu'après qu'il s'est formé quelques éléments libériens internes aux dépens du procambium, certaine des premières cellules résultant de l'activité de l'assise généra-

trice libéro-ligneuse se comportent vis-à-vis d'eux absolument comme pour le liber externe : elles forment du parenchyme vasculaire et du liber secondaire ; cependant cette activité est très irrégulière et c'est pourquoi le liber interne diffère le plus souvent du liber externe, dans le détail de sa configuration anatomique.

Mais il y a mieux : nous trouvons encore dans cette tige adulte du liber différencié dans une cellule même du tissu secondaire, en contact direct avec un vaisseau de bois (fig. 11); enfin, nous savons que le liber interne peut se former aux dépens de cellules isolées en dedans de l'anneau ligneux : c'est ainsi que se forment les plus petits massifs libériens que nous observons et nous avons vu précédemment qu'originellement, ces cellules ne différaient guère de celles de la zone vasculaire.

Là se bornent nos observations sur les tiges. Le nombre restreint de plantes étudiées nous oblige à être quelque peu circonspect dans nos conclusions : aussi allons-nous nous contenter d'énumérer les plus générales.

I. — Le liber interne se différencie le plus souvent aux dépens de cellules en contact avec les vaisseaux procambiaux, dans des éléments procambiaux : elles apparaissent ainsi toujours en dedans des premières traces ligneuses foliaires ; ses rapports avec le tissu secondaire sont tout à fait différents.

II. — Entre les traces, la différenciation est plus tardive. Les premiers éléments formés, le sont toujours aux dépens de l'anneau procambial dans la partie que le développement du tissu secondaire a refoulé intérieurement. Il se peut que des cellules du cambium participent à sa formation.

III. — La *position*, que nous qualifions de médullaire du liber interne est due :

*a*) Au développement plus ou moins grand d'un tissu intercalaire ;

*b*) Au tissu secondaire lui-même qui se développe plus ou moins extérieurement aux trachées primitives. Lorsque ces trachées disparaissent, le liber *acquiert* ainsi apparemment le caractère médullaire ; mais originellement il en est nettement séparé.

L'étude des pétioles de quelques plantes à laquelle nous allons nous livrer, va nous fixer nettement sur ce dernier point.

## CHAPITRE II

### Les feuilles. — Les Fleurs.

Les feuilles ont été également étudiées par Lamounette. Il est inutile d'analyser ici cette partie de son mémoire ; disons seulement que pour cet auteur, le liber « supérieur se montre au point de vue de son origine nettement indépendant. Il se constitue toujours par des cloisonnements répétés de cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial, tout entier utilisé pour la formation du bois et du liber inférieur ».

Mais ce qu'il importe de connaître, ce sont les idées directrices qui ont présidé à ses recherches. Le concept du phyton énoncé par Gaudichaud en 1841 n'avait guère enthousiasmé les auteurs. C'est M. P.-A. Dangeard qui le premier reprit cette idée en 1889 dans un mémoire paru dans le *Botaniste* et intitulé « Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine ». Il résumait de la façon suivante les observations qu'il avait faites sur la structure primaire de la tige : « Il est commode d'envisager la tige primaire comme le résultat d'une union intime des pétioles ; la naissance d'une nouvelle feuille entraîne dans l'arc de la tige qui lui est inférieur, l'apparition de nouveau conjonctif et de nouveaux faisceaux libéro-ligneux ». Ce sont les traces foliaires dont il a été question jusqu'ici. Bonnier en 1900, puis Potonié, et d'autres auteurs conclurent dans le même sens. Un curieux mémoire de Chauveaud paru en 1921 a donné un nouveau concept, celui de la Phyllorhize. Attaquée avec vigueur par certains, et défendue avec non moins de vigueur par

son auteur, cette idée qui se base surtout sur l'ontogénie ne semble être après tout qu'une variation apportée à l'idée du phyton. Nous nous en tiendrons donc à cette dernière.

En même temps que Bonnier, Flot précisait les rapports anatomiques qu'il y avait entre la tige et la feuille, en montrant par des coupes longitudinales faites dans *Cornus sanguinea* que l'épiderme, l'écorce et le méristème vasculaire se continuent dans le mamelon foliaire, tandis qu'en dedans du procambium foliaire, on trouve un parenchyme en relations directes avec celui qui dans la tige provient des initiales médullaires. D'après les dessins qu'il donne, cette relation avec la moelle disparaît au moment où s'organise le bourgeon axillaire ; mais toujours, il y a continuité de la zone vasculaire.

Si j'ai insisté sur ces résultats aujourd'hui absolument classiques, c'est qu'ils ne sont pas admis un seul instant par Lamounette, qui considère la lame foliaire comme possédant un procambium local, issu d'un cloisonnement très actif de quelques cellules d'un parenchyme formé aux dépens du parenchyme cortical. Il est donc permis de contester d'avance les résultats de Lamounette : il s'est d'ailleurs contenté d'étudier le moment d'apparition du liber interne et de montrer que ce liber est toujours séparé des vaisseaux ligneux par des cellules de conjonctif. Il signale même une plante *Dapho laurenela* qui serait pourvue de liber interne dans la tige et qui n'en aurait pas dans les feuilles. Cet exemple, le seul, illustre évidemment la théorie qui donne le caractère médullaire au liber interne ; mais de trop nombreux faits illustrent également la thèse contraire pour que cette dernière ne soit préférée à l'autre.

Nos observations ont surtout porté sur *Fuchsia coccinea* dont nous avons déjà étudié la tige. Cette feuille présente du liber interne dans sa nervure médiane sur la plus grande partie de son parcours. Etudions d'abord un échantillon adulte. Le faisceau pétiolaire présente deux plages de liber

interne, de part et d'autre de son plan médian qui en est dépourvu ; le liber est séparé des premiers vaisseaux du bois secondaire, de façon différente suivant la région du faisceau que l'on considère : en partant de la région axiale vers l'extérieur le nombre des cellules de parenchyme séparant les deux tissus diminue progressivement. La figure que nous reproduisons ici (fig. 12) ne représente que la partie

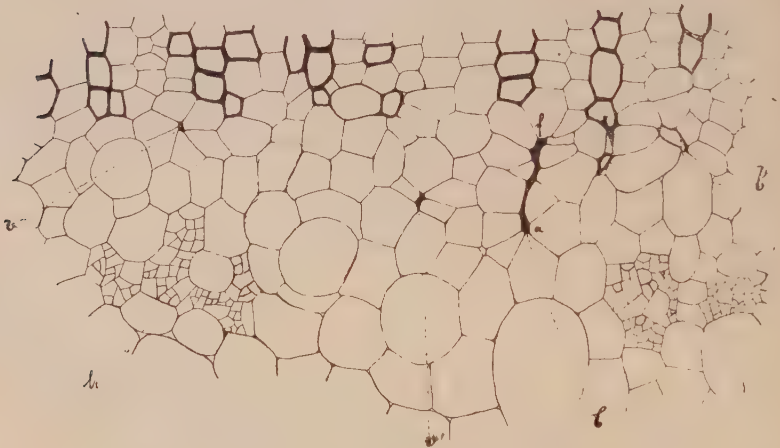


Fig. 12. — *Fuchsia coccinea.* Partie centrale du faisceau pétiolaire montrant liber interne et principalement la résorption des vaisseaux primaires entraînant une séparation plus grande entre liber interne et bois.

centrale du faisceau ; on voit qu'il y a au moins 3 cellules entre le liber et le bois ; latéralement il n'y en a plus qu'une ou deux ; on peut également constater que ce liber s'est formé dans des cellules semblables à celles de l'arc vasculaire, même les plus distantes qui pénètrent profondément dans le parenchyme supérieur du pétiole. Mais un fait surtout doit retenir notre attention : c'est la disparition des éléments vasculaires procambiaux qui n'existent plus qu'à l'état de traces intercellulaires. Ces traces peuvent être un simple point de lignification (*v*, *v'*) ou bien encore une véritable traînée

de lignine (*b*). Dans ce dernier cas, il est clair que le premier vaisseau ou la trachée que cette trace intéresse, après avoir occupé une position comme *a*, s'est rapproché du tissu secondaire jusqu'en *f*. Ce rapprochement s'est effectué rapidement et par une série de vaisseaux intermédiaires et c'est leur trace commune qui subsiste. Enfin d'autres vaisseaux comme *b'* sont seulement en voie de disparition ; l'un d'entre eux est même relié de façon très curieuse au tissu secondaire. Ce qui résulte de ces observations, c'est que le liber était primitivement plus proche du bois qu'il ne l'est dans la coupe que nous considérons.

Mais quelle a été cette première position du bois par rapport au liber? Il nous suffit pour cela de faire une coupe dans un organe plus jeune ; une coupe passant au niveau de passage du pétiole au limbe montre toujours un faisceau formé d'un bois secondaire bien développé avec du côté interne, des éléments petits, polygonaux qui séparent le bois du liber interne. Sur ce dernier nous pouvons faire les mêmes observations que précédemment : cellules de mêmes dimensions que celles de l'arc vasculaire et absence de méats intercellulaires. Nous trouvons encore des traînées ligneuses analogues aux dernières que nous avons observées ; mais il est une observation plus importante que toutes les autres parce que plus démonstrative : c'est, de même que nous l'avons constaté maintes fois dans la tige, l'existence d'éléments libériens différenciés dans une cellule accolée à un vaisseau de bois primaire. Un certain nombre de ces vaisseaux subsistent en effet; leur présence a été nettement décelée par une coloration au vert d'iode. Des cellules comme 1 *vli* (fig. 13) montrent bien le rapport étroit qui existe entre le liber interne et le procambium. Mieux, il semble que le bois et le liber se sont différenciés dans un même élément auquel on ne saurait refuser le caractère procambial. Dans l'autre cellule libérienne (2 *vli.*) le cloisonnement donne une cellule de parenchyme *p* séparant le liber du bois, ce

qui n'est que la répétition de ce que nous avons observé jusqu'ici dans des cas analogues.

Nous voici donc entièrement fixé sur la valeur anatomique de la position du liber dans le pétiole adulte que nous avons tout d'abord choisi : il n'est qu'un caractère secondaire dû à l'éloignement ou à la disparition des premières trachées au contact desquelles s'étaient le plus souvent différencié

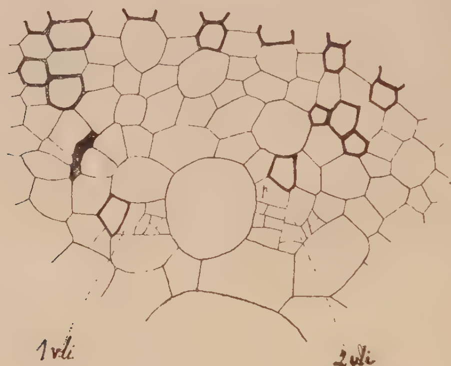



Fig. 13.— *Fuchsia coccinea.* Faisceau de pétiole plus jeune; le liber interne montre des relations plus étroites avec le bois : 1 et 2 *vli* = liber interne accolé au bois primaire.

le liber. Ce tissu intermédiaire est formé en majeure partie de parenchyme ligneux secondaire. Il convient ici de rappeler que la première observation que nous avons faite sur *Fuchsia coccinea* se rapporte à un jeune pétiole, à son niveau d'insertion avec la tige ; nous y avons observé un cloisonnement des cellules accolées au bois, cloisonnement qui avait une configuration d'assise génératrice. Cette assise, croyons-nous, est à la base de la formation du tissu qui donnera, liber interne, et en partie parenchyme intermédiaire, qui le plus souvent se limite à une ou deux assises de cellules. Mais cette séparation devient plus grande lorsque se déve-

loppe le tissu secondaire ce qui entraîne les modifications précédemment indiquées.

Une autre idée est celle qui fait provenir le liber interne du liber externe lui-même, par recouvrement des bords latéraux du faisceau de la nervure. Les protagonistes de cette théorie basée sur des faits très précis sont surtout Weiss (44) en 1883 et Col (11) en 1904.

Weiss explique la position du liber interne par une torsion insensible de 180° en tout, portant sur une portion du liber normal; pour Col, le liber normal passerait en situation anormale de deux façons différentes :

*a*) « Soit brusquement, à la jonction des faisceaux de deux nervures » ;

*b*) « Soit peu à peu en occupant une situation de plus en plus latérale dans l'arc normal et se retournant peu à peu à sa face antérieure. » Il se produirait ainsi dans les feuilles le même phénomène mis en évidence par Gérard dans les plantules et nous pourrions voir là une preuve de plus à l'appui de la théorie bicollatérale : c'est d'ailleurs l'opinion de Weiss.

Mais ce recouvrement est-il bien à l'origine même de la formation du liber interne, ou n'est-ce qu'une communication pure et simple entre deux formations identiques différenciées à deux pôles opposés du faisceau ? Considérons une feuille de *Vinca major*, dans une première série de coupes faites un peu avant l'extrémité de la nervure médiane, nous observons un recouvrement du faisceau de bois par le liber externe. Ce recouvrement est unilatéral et extrêmement régulier (fig. 14) ; le liber externe passe à la partie antérieure de la nervure sans aucune interruption, par une cellule de parenchyme ou par des vaisseaux comme en *a* (fig. 14), par exemple ; Les éléments libériens sont à peu près tous de mêmes dimensions, et son entourés avec les autres parties du faisceau par un endoderme très bien caractérisé.

Ceci observé, passons à l'étude de l'extrémité de la nervure ; mais auparavant, nous pouvons remarquer que la meilleure

des vérifications de la théorie de Weiss et de Col, ce serait l'éloignement progressif du liber interne de sa position antérieure vers la partie latérale du faisceau d'abord et postérieure ensuite ; ou autrement dit, les préparations que nous allons étudier ne doivent plus nous présenter d'îlots libériens

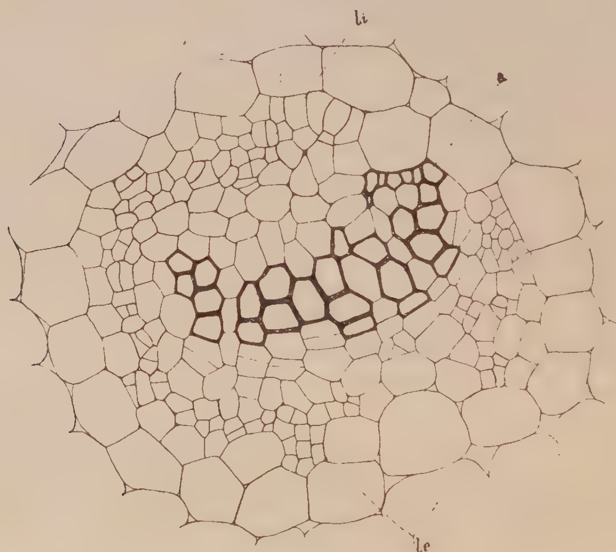



Fig. 14. — *Vinca major.* Nervure médiane d'une feuille avec recouvrement unilatéral du bois unissant le liber interne *li* au liber externe *le*.

isolés à la partie supérieure du faisceau. La connexion avec le liber externe doit être maintenue, et ne disparaître qu'autant que le liber interne disparaît lui-même !

Il n'en est nullement ainsi, et le liber interne existe encore sous la forme de faisceaux isolés au-dessus du bois ; la séparation des deux libers s'effectue par des vaisseaux de bois accolés à l'endoderme latéralement, de la même façon qu'en *a*, ainsi que nous l'avons déjà vu (fig. 14). Ce n'est qu'un peu plus haut dans la nervure que le recouvrement reparaît, et

cette fois seulement, il semble être lié à la disparition du liber interne.

Nous ferons une observation analogue lorsque nous étudierons la plantule de *Solanum ovigerum* et nous verrons alors que cette connexion finale n'implique nullement la formation du liber interne par le liber externe ; ce n'est là, d'après nous, qu'un exemple de ces anastomoses que nous avons parfois observées et sur lesquelles nous reviendrons plus tard : ici, dans les feuilles, la forme en arc recourbé du faisceau paraît être plus particulièrement propice à ces communications.

Ces conclusions, que nous retirons de l'étude d'une plante adulte, se trouveront pleinement confirmées par l'étude d'une très jeune feuille ayant environ un demi-centimètre de longueur. En aucun point de la nervure principale, nous ne trouvons le recouvrement, si caractéristique cependant dans l'échantillon précédent ; le liber interne apparaît en un point libre de toutes communications avec le liber externe ; puis, progressivement, sa différenciation s'accuse de plus en plus vers la base de la petite feuille : nous n'avons d'abord qu'un seul élément libérien, puis deux et tout près de l'insertion sur la tige, les îlots libériens tendent à former une série de petites plages qui passent dans l'axe. Ce n'est qu'à la moitié environ de la course de la nervure médiane, qu'on l'observe pour la première fois, ceci montre que le recouvrement, terminal en quelque sorte, en ce qu'il marque la disparition du liber interne à l'extrémité de la feuille adulte, est de toute évidence d'ordre secondaire, postérieur à la différenciation même du liber interne, laquelle d'ailleurs évolue de bas en haut. Enfin nous avons fréquemment observé, en particulier dans *Solanum nigrum* et *Convolvulus arvensis*, une connexion du liber interne avec le liber externe au point de jonction d'une nervure latérale avec la nervure médiane. Mais nous ne croyons pas également que cela soit à l'origine du liber interne, car on n'a jamais constaté de faits analogues dans une jeune feuille,

où les deux libers sont nettement indépendants. Ici encore, on doit tenir compte de la forme recourbée des faisceaux que l'on étudie qui est au plus haut point susceptible d'entraîner des connexions entre deux formations identiques, primitivement séparées. Ces connexions ont alors un caractère d'anastomose pure et simple.

Les auteurs, Col par exemple, ont signalé la présence de liber interne dans la plupart des feuilles des plantes à faisceaux doubles. Généralement ce sont les nervures les plus grosses qui en sont pourvues ; il est extrêmement rare d'en trouver dans les fines nervures (Ex. : *Vinca major*). Nous avons représenté (fig. III, pl. V) une coupe faite dans une feuille de *Vinca* où l'on peut voir du liber interne dans une petite nervure ; on en observe une autre dépourvue de liber interne d'abord, puis de liber externe, ce qui indique l'ordre de disparition des différents éléments constitutifs du faisceau de *Vinca major*.

Nous n'insisterons pas davantage sur les feuilles et nous indiquerons rapidement quelques observations que nous avons faites sur les fleurs.

Un mémoire particulièrement intéressant a été publié sur le système libéro-ligneux floral : celui de Grélot, mais l'auteur n'étudie pas spécialement le liber interne ; il ne note même sa présence que dans quelques fleurs comme : *Apocynum cannabinum, Vinca major, Asclepias Cornuti*, etc... Il considère les faisceaux pourvus de liber interne comme bicollatéraux : « Le liber interne est très net, et tous les faisceaux qu'on rencontre dans la fleur, sont bicollatéraux ou même concentriques avec bois interne. »

Col consacre une partie de son travail aux fleurs, et s'occupe spécialement du liber interne ; il le rattache aux formations analogues signalées dans la tige et dans les feuilles, bien que cette corrélation n'existe pas toujours, et il donne comme exemple : *Daphne Mezereum*. Lamounette avait déjà constaté l'absence de liber interne dans la feuille de *Daphne*

*laureola.* Col note encore le recouvrement du bois par le liber externe, amenant la formation de faisceaux libériens concentriques et ainsi s'établit une continuité entre les faisceaux libériens de l'étamine, du périanthe, et du pédicelle, où ils sont périmédullaires. Ceci revient à dire qu'il existe du liber interne dans les pièces florales de *Daphne Mezereum,* mais que l'auteur a tout simplement refusé de qualifier ainsi une formation qui demeure liée au liber externe. La question

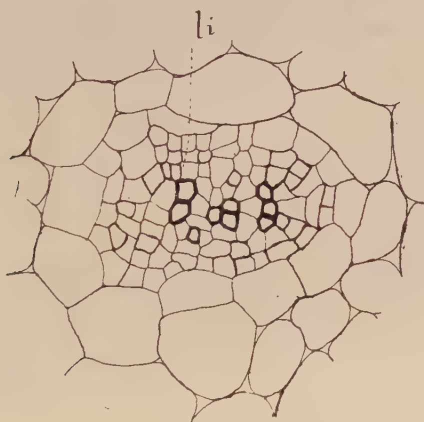



Fig. 15. — *Solanum nigrum.* Faisceau de l'anthère avec liber concentrique ; *li* = liber interne.

mériterait d'être revue ; pour notre part, il nous a été impossible d'obtenir un échantillon de *Daphne.*

Col étudie également *Fuchsia coccinea* sur lequel nous avons fait quelques observations ; en particulier, nous avons constaté que le liber interne existe tout le long du filet staminal jusque dans l'anthère. Il en est de même d'ailleurs pour les deux autres fleurs que nous avons étudiées : *Convolvulus arvensis,* et *Solanum nigrum,* et c'est précisément le faisceau de l'anthère de cette dernière plante qui est figurée (fig. 15) ; on voit qu'il se compose d'un petit nombre de vaisseaux de bois, entouré d'un véritable cercle de cellules libériennes

remarquables par les membranes épaisses qui les caractérisent. Le liber est d'ailleurs peu abondant du côté interne ; il est réduit à quelques éléments dont certains sont accolés au bois lui-même. Nous ferions les mêmes observations pour *Convolvulus arvensis* et *Fuchsia coccinea*. Les pétales ont en général du liber interne à leur base, mais au fur et à mesure que l'on s'approche du sommet, le liber devient concentrique. Cela est, croyons-nous, en rapport avec la disparition des nervures relativement grosses de la base, qui se sont toutes divisées, pulvérisées en quelque sorte en un plus grand nombre de petites nervures. Nous retrouvons pour les fleurs ce que nous avons déjà constaté comme général pour les feuilles. Notons cependant qu'après un certain parcours dans la corolle, il devient difficile de distinguer des nervures principales et des nervures secondaires. On ne trouve plus dans une coupe passant dans un plan donné des nervures qui soient plus importantes que les autres et qui seraient ainsi susceptibles d'avoir du liber interne, et d'autres plus petites qui en seraient dépourvues. Le liber interne disparaît pour cette raison, à peu près à un niveau qui est le même pour les faisceaux qui en possèdent.

Telles sont les conclusions d'ordre général que nous avons retirées de l'étude des quelques fleurs que nous avons faite. Nous avons représenté (fig. 16) la nervure d'un pétale, à un niveau où l'on trouve du liber interne. Elle a ceci de particulier : c'est que le liber interne est sous-épidermique ; on observe également du liber sur les parties latérales du faisceau, mais nous ne croyons pas qu'on puisse considérer le faisceau libérien interne comme provenant du liber externe. Nous avons vu en effet que dans la feuille de *Vinca major*, les deux libers étaient reliés d'une façon continue par des éléments latéraux, nous avons vu également que cette liaison n'impliquait nullement que l'une des formations provenait de l'autre ; il en est de même pour les fleurs ; mieux, l'anneau libérien est ici discontinu ainsi qu'on peut l'observer figure 16.

Pour le pistil, seuls les faisceaux de l'ovaire ont du liber interne, d'ailleurs très peu caractéristique, et il en est de même pour les sépales. En résumé, il est extrêmement curieux de constater que de toutes les pièces florales, seules les étamines ont des faisceaux doubles sur toute leur longueur, à la façon des nervures médianes des feuilles de *Vinca* par exemple.

Les pédoncules floraux sont également intéressants à étudier en raison des recouvrements analogues à ceux que nous

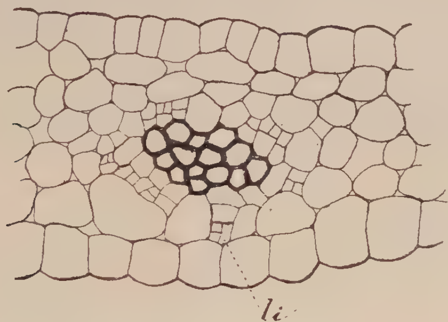



Fig. 16. — Pétale de *solanum nigrum* avec liber interne *li*.

avons déjà observés et qui sont ici d'observation courante dans ces organes. Nous nous bornons à faire observer que ce n'est pas toujours le liber externe qui recouvre le faisceau latéralement pour former le liber interne ainsi que le prétendent certains auteurs, et qu'il semble bien que c'est parfois le liber interne qui tend à recouvrir le faisceau pour aller s'unir avec le liber externe sans toutefois l'atteindre; c'est ainsi que nous voyons (fig. 17), en dehors d'une liaison très intime du liber interne avec les vaisseaux de bois, ce liber absolument devenu latéral en *l*. Les grandes cellules qui séparent *l* des éléments libériens groupés en *li*, représentent le début de la scission de l'anneau libéro-ligneux, en un certain nombre de faisceaux qui vont dans les pièces

florales ; dès le début de leur formation, ces faisceaux prennent une forme arquée.

Là se bornent nos observations sur les fleurs et les feuilles. Elles sont, on le voit, assez générales, mais doivent cependant nous permettre de conclure une fois de plus, que le liber interne est fasciculaire et de plus autonome, car les relations qu'il a avec le liber externe sont postérieures à sa différenciation originelle.

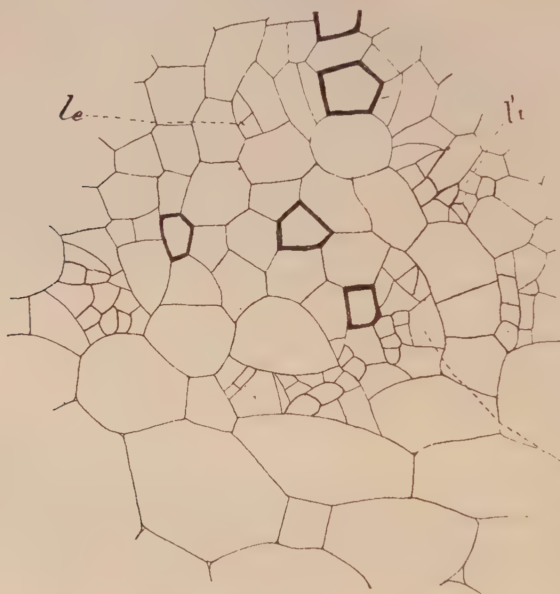



Fig. 17. — *Fuchsia coccinea.* Faisceau de pédoncule floral avec disposition très caractéristique montrant en dehors de la liaison étroite du liber interne avec le faisceau, sa tendance à le recouvrir unilatéralement en *l* ; *l'*, liber interne d'un autre faisceau ; *le*, liber externe.

# DEUXIÈME PARTIE

## CHAPITRE III

### Etude des plantules

La deuxième partie de ce travail est consacrée à l'étude des plantules. Il nous a semblé intéressant, et au plus haut point démonstratif, de suivre la différenciation du liber interne dans des plantules d'âges différents ; ainsi, nous pourrons nous faire une idée sur le véritable caractère de cette formation.

Nous ne faisons que reprendre le travail de Lamounette, tantôt sur les mêmes plantules, tantôt sur d'autres. La difficulté d'obtenir des germinations, ne nous a guère permis d'opérer un choix, une sélection parmi les exemples étudiés. Tout ce que nous pouvons assurer, c'est que chacune de nos observations n'a été classée qu'après avoir été contrôlée sur d'autres échantillons ; leur exactitude aura acquis ainsi plus de rigueur.

Avant d'entreprendre cette étude, rappelons brièvement les caractéristiques générales d'une plantule au point de vue anatomique. De nombreux auteurs ont contribué à éclaircir cette question et cela dans les familles les plus diverses de Monocotylédones ou de Dicotylédones. Nous nous bornerons ici à la décrire de la façon suivante : une plante où seules les feuilles cotylédonaires sont représentées, avec entre elles une catégorie d'initiales qui en fonctionnant vont former les mamelons foliaires et la tige ; au pôle opposé, une

autre catégorie d'initiales donnant la racine ; entre les deux, une partie habituellement renflée et qui est la région où se fait à proprement parler le passage de la tige à la racine : c'est l'hypocotyle. La structure de cette zone intermédiaire a été et est encore très discutée : les auteurs n'étant pas d'accord pour interpréter les faits; d'avance nous nous défendons de vouloir participer à ces discussions. Il n'est question ici que de liber interne, et les quelques conclusions relatives à l'hypocotyle ou à la plantule en général que nous énumérerons finalement, ne sont et ne peuvent être que de simples considérations sur un sujet que nous n'avons pas spécialement étudié.

### 1° *Convolvulus tricolor* L.

Cette plantule a été étudiée par pas mal de chercheurs, plus spécialement par Lamounette et dernièrement par Chauveaud. Nous reprenons néanmoins complètement son étude, la question étant ici de savoir à quel niveau apparaît le liber interne ; certains auteurs l'ayant signalé jusque dans la racine, nous verrons ce qu'il en est et nous étudierons tout particulièrement l'hypocotyle.

Considérons d'abord une plantule à un état assez avancé de son développement.

La racine est du type quatre ; les faisceaux ligneux sont formés d'un nombre de vaisseaux variable suivant le niveau de la racine que l'on considère ; d'abord différenciés suivant une seule rangée radiale, des vaisseaux collatéraux en contact avec l'extrémité interne de chaque faisceau ne tardent pas à apparaître : leur différenciation s'est faite aux dépens du parenchyme adjacent. Les faisceaux libériens sont situés au-dessus d'une grande cellule qui est probablement un canal secréteur ; ils sont étalés entre l'endoderme et le conjonctif interne ; le centre du cylindre central est occupé par un petit nombre de cellules très grandes avec des méats très

développés : c'est la moelle qui n'a aucun élément pouvant être considéré comme du liber. Lorsqu'on s'approche de l'hypocotyle, la constitution ne varie guère, et en aucun cas nous n'observons du liber interne dans la racine de *Convolvulus tricolor*.

Une coupe faite très près du talon de l'hypocotyle nous montre l'existence d'un grand nombre de vaisseaux ligneux collatéraux ; ce qui est le début des modifications importantes qui vont se produire plus haut. Les plages libériennes s'étalent de plus en plus contre l'endoderme, et finissent par former deux îlots ; ajoutons que cette scission du faisceau libérien primitif qui est ici effective pour deux faisceaux, l'est bien moins pour les deux autres où elle ne fait que commencer.

Dans une coupe faite maintenant à la base de l'hypocotyle, nous observons un élargissement du cylindre médullaire ; les faisceaux de bois se composent d'une agglomération de vaisseaux en dedans et surtout de part et d'autre du pôle ligneux radiculaire. De chaque côté, on trouve un massif libérien dont les éléments sont petits et comme écrasés entre le péricycle et le conjonctif interne : chacun de ces massifs d'après ce qu'on a vu précédemment, représente en réalité la moitié de deux massifs différents. Ici encore nous n'observons aucune trace de liber interne.

A un niveau supérieur, 3 faisceaux de bois perdent leurs relations avec le pôle ligneux radiculaire ; le quatrième se compose de 2 groupes de vaisseaux dont 1 seul est relié au pôle radiculaire par un très petit vaisseau qui est manifestement en voie de disparition ; le liber externe est séparé du bois par une ou deux assises de petites cellules, et certaines d'entre elles sont cloisonnées transversalement indiquant ainsi l'amorce de l'assise génératrice du tissu secondaire. En dehors des caractères que nous venons d'énumérer, ce niveau se caractérise essentiellement par l'apparition du liber interne ; d'une façon générale il peut être décrit de la façon suivante :

8 faisceaux de bois répartis par groupes de 2, et aussi 8 faisceaux libériens répartis de la même façon. Nous trouvons le liber interne dans deux faisceaux opposés, les deux autres n'en ont pas ; il occupe approximativement la position de premiers vaisseaux de bois latéraux que nous avons vu se former autour du faisceau radiculaire, au début de sa transformation en faisceaux que nous nommerons désormais : faisceaux hypocotylaires.

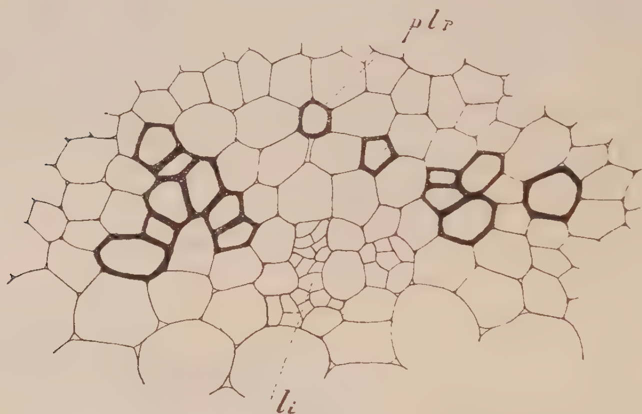



Fig. 18. — *Convolvulus tricolor.* Apparition du liber interne *li* dans l'hypocotyle; *plr*, pôle ligneux radiculaire.

Dans chacun de ces faisceaux doubles ainsi qu'on les appelle parfois, bien que ce terme soit très imprécis, le liber interne n'est séparé du bois que par une ou deux cellules ; le parenchyme dans lequel il s'est différencié passe brusquement à de grandes cellules avec méats très grands ; il est formé d'éléments très réguliers de formes et par leurs dimensions mêmes ils se rattachent plutôt au faisceau qu'à la moelle : tout ce tissu vasculaire semble provenir du même procambium (fig. 18).

Nous allons étudier maintenant une coupe faite très haut dans l'hypocotyle et nous allons voir comment se comporte

le liber interne au moment de la formation des faisceaux cotylédonaires. Pour la première fois, nous observons des éléments secondaires dans les faisceaux, provenant de l'activité d'une assise génératrice bien individualisée. Cela n'existe que dans les faisceaux pourvus de liber interne qui sont devenus bien plus importants que les deux autres; cependant, on peut dire que tous les vaisseaux de bois ne se rattachent pas à une même partie de la plantule, car nous sommes là en présence de traces ; les quelques vaisseaux que l'on observe au centre même du faisceau, représentent très probablement les traces ligneuses des premières feuilles ; tandis que les vaisseaux les plus latéraux représentent surtout les éléments de raccord avec les traces cotylédonaires. Le liber interne y est plus abondant ; nous n'en avons jamais observé au contact même d'un vaisseau ligneux : de même que précédemment il y a au moins une cellule et au plus deux ou trois l'en séparant ; d'autre part, il est également séparé des grandes cellules de la moelle par au moins une assise d'éléments dont certains sont encore régulièrement polygonaux. Si le liber interne est distinct du faisceau, il importe donc de le distinguer également de la moelle et si l'on veut se baser sur le simple caractère de dimensions des cellules, le liber interne se rattache au faisceau.

Il faut en effet insister sur ce fait que dans la plantule la plus âgée que nous avons étudiée, le liber interne se présente comme s'étant différencié dans des éléments qui ont des rapports les plus étroits avec le parenchyme vasculaire ; parfois même nous nous trouvons en présence d'un tissu résultant du fonctionnement d'une assise génératrice qui aurait limité son activité à la formation d'une cellule libérienne et d'une cellule conjonctive adjacente ; l'ensemble ne présente aucune différence avec les éléments vasculaires les plus externes.

Au-dessus, les 2 faisceaux doubles se divisent en 2 parties qui se raccordent avec le faisceau médian du pétiole et éga-

lement avec un petit faisceau latéral, qui disparaît d'ailleurs dès la formation des premières nervures du limbe de la feuille cotylédonaire.

Le liber interne se retrouve dans le pétiole seulement dans le faisceau principal. Les deux petits faisceaux latéraux en sont dépourvus. Le raccord s'effectue très rapidement et nous avons pu faire là une observation intéressante, en ce qu'en un point au moins le liber interne est différencié dans une cellule en contact avec un vaisseau de bois, d'une manière analogue à ce que nous avons observé dans la tige de *Fuchsia*, par exemple. Le liber interne y est très bien différencié, peut-être même plus qu'aux niveaux déjà étudiés.

Dans un pétiole, on trouve le liber interne non seulement sur les parties latérales du faisceau, mais dans son axe également, dans une position telle qu'il semble que nous aurions dû déjà observer sa trace plus bas. Ce liber axial a été en effet retrouvé dans l'hypocotyle en dedans d'un faisceau simple, mais dans un seul échantillon seulement ; il est alors assez éloigné du bois, et sa disparition en haut comme en bas est rapide.

Dans les feuilles cotylédonaires il n'y a plus de liber interne environ au 1/3 de la course du faisceau principal. D'une manière générale, les éléments libériens du pétiole se sont toujours différenciés dans des cellules polygonales absolument distinctes du parenchyme supérieur qui est formé de grandes cellules arrondies. Il est même parfois en contact avec le bois ; et cela est d'autant plus remarquable que la différenciation s'est évidemment faite ici après celle des autres parties de la plantule que nous avons étudiées. Mais le plus souvent il en est séparé au moins par une cellule.

En résumé, il n'y a pas de liber interne dans la racine de *Convolvulus tricolor* ; sa différenciation s'effectue très haut dans l'hypocotyle un peu avant la formation des faisceaux cotylédonaires ; il existe également dans les pétioles, mais disparaît rapidement ; enfin entre le bois et le liber interne,

il n'y a le plus souvent qu'une seule cellule de parenchyme, et parfois même ces deux formations sont accolées.

Nous allons maintenant étudier des plantules plus jeunes afin de pouvoir localiser la différenciation première du liber interne.

Un premier échantillon avec des feuilles cotylédonaires non étalées, ne nous a guère donné de différences avec la plantule précédente. La différenciation est un peu moins accusée, la répartition demeurant la même. C'est ainsi, qu'alors que nous pouvions constater la présence de liber interne au moins dans l'une des traces des deux premières jeunes feuilles dans l'exemple précédent, nous n'observons rien de semblable actuellement. D'autre part, le faisceau lui-même n'a pas encore développé son tissu secondaire.

Dans les pétioles, nous retrouvons le faisceau libérien axial auquel il a été fait allusion plus haut. Mais cette fois on ne le retrouve pas dans l'hypocotyle ; ce fait manque d'ailleurs de généralité pour que nous puissions le considérer comme caractéristique. Tout au plus pourrions-nous supposer que l'îlot libérien axial du faisceau pétiolaire se différencie dans le pétiole d'abord, et que dans certaines plantules, on peut en trouver également et de manière secondaire tout à fait au sommet de l'hypocotyle. Nous nous bornons à signaler sa présence, aucun des auteurs ayant étudié *Convolvulus tricolor* ne l'ayant mis en évidence ; d'ailleurs dans un échantillon un peu plus jeune, à feuilles cotylédonaires encore maintenues dans le tegmen de la graine et où le liber interne est aussi bien différencié dans l'hypocotyle, et moins dans les cotylédons, cet îlot libérien ne s'observe plus dans ces derniers organes.

Etudions maintenant une plantule qui n'a environ que 2 centimètres de longueur. Nous constatons alors la présence de trois vaisseaux de bois dans chaque cotylédon et de six dans l'hypocotyle, se répartissant comme suit :

1-1 dans le plan cotylédonaire ;

2-2 dans le plan intercotylédonaire (fig. 19). Dans ce dernier plan, à la partie interne de chacun des groupes ligneux existe une zone de cellules différant totalement des cellules de la moelle ; elles sont de dimensions égales aux cellules du parenchyme vasculaire ; elles se cloisonnent et forment les premiers éléments libériens. A ce stade, le cotylédon est sans liber interne et entre chacun des trois vaisseaux de bois, et les grandes cellules du parenchyme interne,

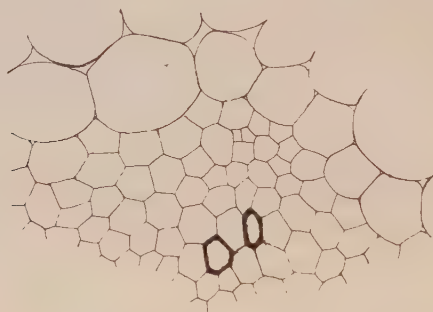


Fig. 19. — *Convolvulus tricolor*. Zone vasculaire du plan intercotylédonaire avec apparition du premier élément libérien interne.

existent au moins deux assises de cellules plus petites ; cela nous permet de localiser la différenciation du liber interne cotylédonaire dans l'assise la plus externe, d'après ce que nous avons observé précédemment (fig. 20, II). La disparition du liber interne se fait au moment du passage des faisceaux dans le cotylédon ; quand on l'observe pour la dernière fois, il est noyé dans une masse de parenchyme formé des cellules polygonales et sans méats intercloisonnaires, caractères qui sont nettement différents de ceux de la moelle.

Enfin, dans un dernier stade où la plantule n'a plus que 1 centimètre de longueur, il y a absence de toute différenciation ligneuse ; seul le protophloème externe est visible. On ne

trouve rien de caractéristique dans les pétioles cotylédonaires et dans les zones vasculaires qui en dépendent directement ; par contre, dans le plan intercotylédonnaire de l'hypocotyle, il y a un certain nombre de cellules à cloisonnement tangentiel, limitant du côté interne le parenchyme vasculaire (fig. 20 I) ; doit-on assimiler cela à une assise génératrice ?

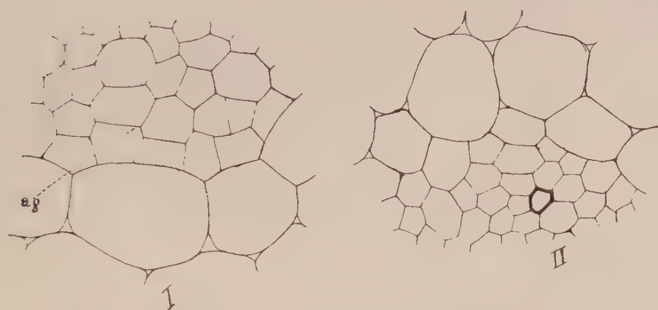



Fig. 20. — I. Cloisonnement tangentiel dans jeune plantule de *Convolvulus tricolor* aboutissant à la formation d'un parenchyme danslequel le liber interne se différenciera. *ag*, zone génératrice.
II. Faisceau du pétiole cotylédonaire avec deux assises de cellules au-dessus du bois.

certains l'ont fait dans des cas analogues, mais nous croyons qu'il importe plutôt de parler de cellules génératrices ainsi que nous l'avons déjà montré dans la première partie de ce travail, en ce qu'elles ne suivent pas toujours la loi d'ensemble qui préside à l'activité d'une véritable assise génératrice libéro-ligneuse. C'est incontestablement là, une partie du tissu procambial qui se montre particulièrement actif du côté interne après la différenciation des premiers éléments du protophloème externe. C'est le début de la formation du liber interne.

A un niveau inférieur, là où débute à peu près le liber interne dans la plantule bien développée, existent 3 ou 4 éléments franchement polygonaux qui sont en rapport avec le fais-

ceau procambial et saillants dans un tissu formé déjà d'éléments arrondis, que l'on doit considérer comme médullaire : ce sont très probablement ces quelques cellules qui plus tard se cloisonneront pour donner le liber interne.

Nous pourrions dès lors caractériser le liber interne de *Convolvulus tricolor* de la façon suivante : il résulte de l'activité, isolée ou groupée, d'un certain nombre des cellules les plus internes du procambium. La différenciation s'effectue d'abord presque au sommet de l'hypocotyle, et elle semble progresser aussi bien de haut en bas vers la racine, que de bas en haut vers la feuille cotylédonaire ; cependant elle ne descend pas très bas dans l'hypocotyle étant limitée à sa partie supérieure seule, et nous n'observons jamais de liber interne dans la racine ; du moins dans celle de la plantule la plus âgée que nous avons étudiée.

## 2° *Ipomea volubilis.*

Il est inutile d'étudier le passage de la tige à la racine de cette plantule, car nous ferions les mêmes observations que précédemment ; il n'y a pas de liber interne dans la racine, et cela quelqu'âgée que puisse être la plantule. Nous nous bornerons à noter les faits les plus intéressants.

D'abord, il y a présence constante de liber interne dans les 2 faisceaux de l'hypocotyle qui se trouvent dans le plan cotylédonaire ; il apparaît cependant après la différenciation du liber interne des deux autres faisceaux et se développe très rapidement. En allant des cotylédons vers la racine voici nos principales observations :

Les nervures secondaires de la feuille cotylédonaire sont, de même que pour *Convulvolus tricolor*, toutes dépourvues de liber interne, et la nervure médiane n'en possède que sur une partie de son parcours : il disparaît peu après à la base du limbe. Le pétiole présente 2 éléments libériens dans des cel-

lules absolument différentes de celles du parenchyme supérieur. Fréquemment, on observe une activité des cellules limitant le bois du côté interne et cela surtout entre les faisceaux libériens et les premières trachées, ou bien encore une simple assise de petites cellules entre le bois et le liber interne. Les 2 pétioles se comportent différemment ; c'est ainsi qu'au-dessous nous trouvons plus de 2 îlots libériens dans l'un d'entre eux, l'autre par contre en possède toujours 2 et ce n'est qu'au moment de l'insertion sur l'hypocotyle que nous en observons davantage.

Pour le premier pétiole, nous avons pu constater une différenciation de liber interne dans une cellule accolée au bois ; enfin notons qu'il y a une tendance vers le recouvrement unilatéral du faisceau ligneux, par anastomose du liber externe avec les éléments les plus latéraux du liber interne.

A un niveau inférieur, sur une coupe passant à la base même des cotylédons pas encore séparés de l'hypocotyle, nous avons observé un passage du liber interne au liber externe intéressant l'îlot axial du faisceau médian d'un pétiole. Nous reviendrons sur cette observation (fig. 21). Les autres cellules libériennes sont séparées du bois au moins par une assise de parenchyme.

Entre les deux pétioles s'observe la jeune tige avec son anneau vasculaire qui a déjà un tissu secondaire développé avec quelques vaisseaux de bois différenciés. Chacun de ces vaisseaux de bois est placé en quelque sorte au centre d'un certain nombre de cellules qui se divisent très activement et certaines d'entre elles forment du liber interne. Là encore nous observons le contact entre les deux formations : bois et liber interne.

A un niveau inférieur, au moment du raccord avec les faisceaux de l'hypocotyle, nous trouvons du liber interne bien plus différencié et aussi plus abondant. Les premières traces vasculaires de la jeune tige que nous avons observées précédemment ont accentué la différenciation du liber

interne ; les éléments libériens ainsi formés gardent des étroites relations avec le faisceau normal, et sont à leur tour entourés de cellules très actives.

Plus au-dessous, nous pouvons distinguer 8 faisceaux groupés 2 par 2, comme pour *Convolvulus tricolor*. Les faisceaux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire ont un tissu criblé interne avec un plus grand nombre d'éléments

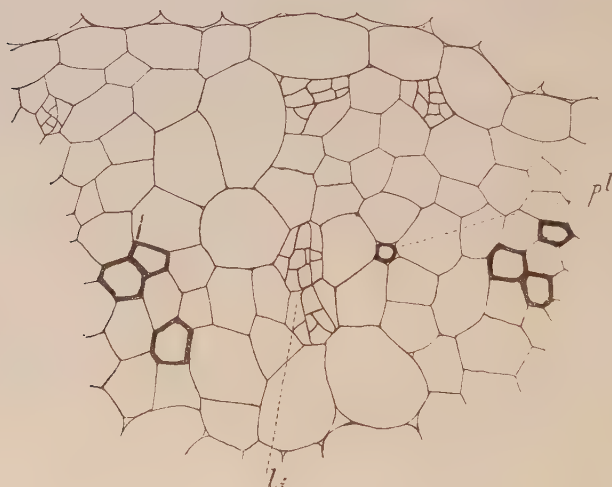



Fig. 21. — *Ipomea volubilis*. Partie centrale de faisceau cotylédonaire montrant liber interne *li* passant au liber externe.
*pl*, pôle ligneux.

qu'au-dessous, tous séparés du bois par une ou deux cellules de parenchyme. Les faisceaux qui se trouvent dans le plan intercotylédonaire sont plus volumineux : rappelons en effet qu'ils sont constitués à la fois par des traces foliaires et cotylédonaires. Ils présentent une zone génératrice bien caractérisée. Le liber interne y est très bien différencié. Dans la partie du faisceau qui correspond à la trace foliaire, il peut se présenter dans la cellule la plus interne du tissu

secondaire lui-même ; mais il se trouve le plus souvent dans des cellules qui semblent provenir d'un cloisonnement parfois régulièrement tangentiel, parfois quelconque d'éléments qui limitent leur activité à la formation d'une cellule libérienne et d'une cellule conjonctive. Les parties latérales du faisceau ont quelques vaisseaux de bois primaire qui sont en voie de régression ; le liber interne est en contact soit avec une cellule qui par ses dimensions rappelle les grandes cellules de la moelle, soit séparé de ces grands éléments par une assise d'éléments plus petits, présentant les plus grandes analogies avec les cellules du tissu vasculaire. L'ensemble : liber externe, bois et liber interne constitue un tout homogène, complètement distinct du tissu médullaire pour ce qui est du liber interne en particulier. A un niveau inférieur, il convient simplement de noter que le liber interne est encore plus abondant que précédemment dans le faisceau intercotylédonaire, ce qui n'est pas pour les faisceaux se trouvant dans le plan cotylédonaire. D'autre part, traces des premières feuilles et traces des faisceaux qui vont raccorder les faisceaux de l'hypocotyle à ceux des cotylédons, tendent maintenant à se confondre et nous nous trouvons bientôt en présence de la structure à proprement parler hypocotylaire qui nous conduira à la racine. Cette structure se compose de vaisseaux de bois groupés en forme de V à pointes retournées vers l'endoderme ainsi que nous l'avons déjà constaté pour *Convolvulus*. Dès ce niveau, nous observons moins de liber interne dans tous les faisceaux ; et deux d'entre eux se trouvant dans le plan cotylédonaire ont leur liber interne qui disparaît alors qu'il persiste encore dans les deux autres. Quoique séparés du bois par au moins une assise de cellules, les éléments dans lesquels se trouvent ce liber sont incontestablement vasculaires, la moelle en est nettement distincte.

Ainsi donc, en nous basant sur des caractères de morphologie et d'anatomie dans l'étude de cette plantule, nous avons déjà trouvé des rapports très étroits entre le liber

interne et le faisceau ; il ne nous reste plus maintenant qu'à essayer de reconstituer l'évolution de la différenciation de ce liber afin de nous rendre compte si originellement il avait le même caractère fasciculaire.

Nous étudierons d'abord la plantule peu après la formation du liber interne. A cet âge, les pétioles cotylédonaires en sont totalement dépourvus ; entre les vaisseaux de bois les plus internes et les grandes cellules du parenchyme supérieur, nous trouvons une ou deux assises de cellules identiques à celles que l'on trouve dans le faisceau ; certaines d'entre elles sont cloisonnées transversalement et ce cloisonnement affecte parfois un élément accolé au bois lui-même ; en général, ce cloisonnement est particulièrement actif autour de quelques trachées ; il en résulte la formation de liber interne ; notons que ce ne sont pas seulement les cellules qui se trouvent à la partie supérieure du faisceau qui se divisent, mais aussi, ainsi que nous avons pu le constater sur quelques coupes, des cellules représentant le parenchyme ligneux ou libérien externe. Cette activité quasi-générale d'éléments fasciculaires non encore différenciés, tend à nous montrer une fois de plus que nous sommes là en présence de toute la masse procambiale.

A ce stade, les traces foliaires dans l'hypocotyle ne sont représentées que par du liber externe ; de part et d'autre les traces cotylédonaires présentent un liber interne peu différencié, parfois réduit à un simple cloisonnement transversal d'un élément semblable aux autres cellules de l'anneau vasculaire.

Le liber interne n'est pas bien caractérisé dans les traces qui se trouvent dans le plan cotylédonaire lui-même ; l'une d'entre elles a un groupe de petites cellules en dedans de l'arc ligneux, et c'est sans doute aux dépens de quelques-uns de ces éléments que se forme le liber ; car, l'autre trace a la même organisation avec un cloisonnement tangentiel affectant ces cellules et du liber interne différencié dans l'une

d'entre elles : cela indique une évolution plus grande des éléments de ce faisceau.

Dans tous les faisceaux, le liber interne disparaît et il semble bien qu'il ne descend pas aussi bas dans l'hypocotyle que pour le précédent échantillon.

Dans une plantule encore plus jeune, on n'observe de liber interne nulle part, bien que le bois et le liber externe soient très bien différenciés à ce stade. Seules, quelques cellules actives en dedans du bois indiquent un début de différenciation de liber interne ; ces cellules ne sont que des parties du faisceau qui évolueront par la suite pour donner aussi bien du tissu libérien que du parenchyme. Les pétioles cotylédonaires qui se caractérisaient au stade précédent par la présence d'éléments actifs localisés autour de quelques trachées, ne présentent rien de semblable. Enfin, dans l'hypocotyle, nous avons pu constater un cloisonnement tangentiel, analogue à celui que nous avons observé pour *Convolvulus tricolor*; et dans l'un comme dans l'autre cas cela s'observe peu avant la formation des faisceaux cotylédonaires : c'est là encore une de ces fausses assises génératrices dont l'activité très limitée, se borne à former une cellule libérienne et une cellule compagne : ce sont à proprement parler des cellules génératrices, elles ne se distribuent jamais suivant le schéma fixe caractérisant l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Nous pourrions arrêter là nos observations sur *Ipomea volubilis*, mais l'étude d'une autre plantule plus jeune nous paraît nécessaire car elle nous permettra de préciser relativement l'âge auquel se différencie le liber interne. Nous retrouvons en effet ici les 6 vaisseaux de bois qui caractérisaient l'avant-dernier stade de la plantule de *Convolvulus tricolor*, où il nous a été possible d'observer au moins le début de la différenciation du liber interne, stade qui dès lors correspond à l'échantillon précédemment étudié pour *Ipomea volubilis*. Dans l'échantillon actuel, pas de liber interne.

En résumé : apparition plus tardive du liber interne dans *Ipomea volubilis* que dans *Convolvulus tricolor*, mais plus grande distribution : le liber interne intéresse les 4 faisceaux de l'hypocotyle ; cependant il est plus abondant dans les 2 faisceaux qui se trouvent dans le plan intercotylédonaire que dans les deux autres. Sa différenciation se fait dans des éléments incontestablement vasculaires et de la même façon que pour *Convolvulus tricolor* ; il faut noter qu'elle va moins loin dans l'hypocotyle pour les 2 faisceaux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire.

### 3° *Nolana atriplicifoliata.*

Lamounette a étudié *Nolana prostata* ; la description qu'il donne du passage de la tige à la racine est à peu près celle que nous ferons dans un instant. Mais la formation du liber interne a été très rapidement étudiée, et en particulier il n'a pas saisi le rapport étroit qu'il y avait entre la « formation tardive de la moelle à une assez grande hauteur dans l'axe hypocotylé » et la position du liber interne.

La racine de *Nolana atriplicifoliata* est du type 2 ; dans sa partie la plus grêle, elle se présente avec un anneau cortical très épais et un cylindre central très petit. Aux grandes cellules de l'endoderme et du péricycle, fait suite un ensemble de petites cellules où sont différenciés bois et liber externe ; l'axe est représenté par trois ou quatre éléments parenchymateux de dimensions plus grandes (fig. 1, pl. VI) ; à un niveau supérieur, à la place de ces éléments on trouve de grands vaisseaux de bois unissant les 2 faisceaux. Le liber externe n'a subi aucune modification ; cependant, entre ce liber et le faisceau ligneux, un certain nombre de cellules se cloisonnent transversalement. Cela est en rapport avec l'épaississement du cylindre central qui s'est déjà effectué plus haut ; le parenchyme qui s'est formé de la même manière

à ce niveau, s'intercale entre les vaisseaux du centre et entraîne ainsi de nouveau la formation de 2 faisceaux de bois. D'autre part, les massifs libériens sont maintenant en petits îlots séparés l'un de l'autre par une ou deux cellules de parenchyme ; dans le conjonctif central on trouve 1 ou 2 éléments cloisonnés transversalement, l'un d'entre eux étant manifestement du liber interne : nous pouvons les considérer comme les dernières traces d'éléments libériens qui vont se préciser au-dessus.

Une coupe faite plus haut dans l'hypocotyle nous montre, en effet, une plus grande activité des cellules du parenchyme central (fig. II, pl. VI). Le liber externe est sous la forme d'îlots qui maintenant vont d'un pôle ligneux à l'autre et il n'est parfois séparé de ce pôle que par un seul élément conjonctif; le bois a gardé son caractère radiculaire. Ce sont non seulement des cellules du parenchyme libérien qui se divisent comme en *e* par exemple mais aussi des cellules du centre du cylindre central, là où théoriquement devrait se trouver la moelle. Mais elles ne se divisent pas toutes, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur cette même figure ; les cellules *a*, *b*, *c*, ont une différenciation inégale; d'autre part, elles sont groupées de façon à former une sorte d'arc, et si nous considérons les cellules *d*,*e*, comme faisant partie du même ensemble, nous sommes alors en présence d'un véritable anneau de cellules actives, tandis qu'au centre, en un point qui peut être considéré comme l'axe du cylindre central, il n'y a aucun cloisonnement. Ces cellules comme *e*, *d*, sont également intéressantes en ce qu'elles nous permettent de rattacher les cellules libériennes internes au liber externe par le cloisonnement continu des éléments se trouvant entre les deux formations ; cela est si vrai qu'au niveau que nous considérons actuellement, si nous supposions que de l'activité de ces cellules devait résulter partout du liber, nous serions amené à constater qu'il se produit pour le liber, le même phénomène que pour le bois, à savoir l'union des 2 faisceaux libériens primi-

tifs en un seul faisceau dans un plan perpendiculaire au plan ligneux ; dans d'autres échantillons nous n'avons par contre observé qu'un simple rapprochement vers le milieu du cylindre central où existe parfois une rangée de cellules non cloisonnées. Nous surveillerons de très près ces cloisonnements plus haut.

Une coupe faite à un niveau supérieur, nous montre une division bien plus active des éléments du parenchyme central : une véritable assise génératrice s'est formée de part et d'autre de chaque faisceau de bois. Le cloisonnement des éléments qui se trouvent immédiatement en dedans du liber externe aboutit à la formation de plusieurs assises de conjonctif qui séparent le liber externe des cellules plus internes qui sont également des cellules libériennes. Aux dépens de ce conjonctif se forment aussi quelques vaisseaux de bois. L'assise génératrice persiste sous le liber externe et elle est encore plus distincte que précédemment. D'une façon générale, la majorité des cellules constituant le cylindre central manifeste une activité qui rappelle celle d'un jeune tissu et en particulier celle d'un procambium. Le liber interne est bien différencié, mais ici comme au niveau précédent une cellule au centre demeure inactive. Des traces ligneuses cotylédonaires sont visibles pour la première fois à ce niveau (fig. III, pl. VI).

A un niveau supérieur, nous sommes en présence de faisceaux de bois radiculaires réduits à 2 ou 3 vaisseaux, tandis que les traces cotylédonaires deviennent de plus en plus nombreuses ; on est désormais en pleine phase de raccord de la racine à la tige. Les éléments du cylindre central comme *m* qui se trouvaient au centre de l'anneau libérien interne deviennent plus nombreux ; d'autre part, ils tendent à prendre une forme arrondie avec méats intercloisonnaires : nous sommes désormais indiscutablement en présence de la moelle (fig. 1, pl. VI), et la cellule *m* que nous avons observée plus bas n'en était que le début. Les cellules libériennes internes sont encore groupées autour de la moelle et s'écartent

d'autant plus du centre que la moelle prend plus d'importance; extérieurement à la zone que nous venons de considérer, il y a toujours une grande activité aussi bien des éléments placés sous le liber externe que ceux qui environnent les faisceaux de bois, que nous pouvons considérer désormais comme des traces cotylédonnaires.

Au-dessus, l'anneau libérien interne est rompu dans le plan intercotylédonaire ; les éléments ainsi séparés, quoique ne venant jamais au contact avec le bois, s'en rapprochent néanmoins, tandis que la moelle s'élargit de plus en plus. Le liber externe subit également des modifications : Les cellules les plus proches du bois sont plus différenciées, fixent plus fortement l'hématoxyline que celles se trouvant dans le plan intercotylédonaire qui sont plus jeunes et doivent être assimilées à des traces foliaires.

Enfin, plus haut, les phénomènes que nous venons d'observer s'accentuent et il y a formation de 2 faisceaux cotylédonaires liés entre eux par des traces vasculaires correspondant aux premières feuilles. Chaque faisceau cotylédonaire présente un liber interne très bien différencié et dont les éléments ne sont plus séparés du bois que par une seule cellule de parenchyme ; ils sont d'autre part absolument distincts de la moelle qui est formée uniquement de grands éléments avec larges méats. Le liber externe est bien plus caractérisé et aussi plus abondant que le liber interne. Les pétioles cotylédonaires présentent au-dessus du bois plusieurs îlots libériens : ils paraissent formés d'éléments plus jeunes que ceux du liber externe dont les membranes sont plus épaisses (fig. VI, pl.VI). A ce même niveau, la trace foliaire ne présente qu'une différenciation du tissu criblé normal, dans un tissu qui est encore à l'état procambial. Cependant il est intéressant d'observer qu'une cellule comme *li* (fig. VII, pl.VI) peut être considérée comme génératrice de liber interne : il se différencierait ainsi peu après le liber externe et avant que soit organisé le tissu secondaire.

La feuille cotylédonaire ne possède du liber interne que dans la nervure médiane et il disparaît progressivement au fur et à mesure que l'on s'approche du sommet : réduit finalement à un seul élément libérien, sa disparition s'effectue bien avant celle du liber externe.

Il importe d'étudier maintenant des échantillons jeunes qui nous donneront une idée plus précise sur la différenciation de ce liber. Cette étude est particulièrement intéressante en ce que nulle part ailleurs, nous ne retrouverons une activité cellulaire aussi grande que celle qui caractérise ces jeunes plantules de *Nolana*. Nous avons déjà observé un fait semblable pour l'échantillon précédent, mais cette activité est ici encore plus grande.

Une coupe faite dans un jeune cotylédon nous montre des cellules en voie de division autour des quelques vaisseaux de bois qui composent le faisceau à cet âge. Cette division est surtout active sous les 2 plages de liber externe et face à la partie interne du bois. Il est incontestable que l'activité de ces derniers éléments est en rapport avec la formation de liber interne ; cette division affecte soit une rangée de cellules accolées au bois, soit encore (fig. V, Pl. VI) des cellules séparées du bois par un ou deux éléments du procambium. En *li*, le liber interne est déjà différencié.

A un niveau inférieur, au point d'insertion du cotylédon sur l'hypocotyle, cette division des éléments voisins du bois et du liber est aussi active, principalement en dedans du faisceau ligneux et nous devons rappeler qu'à ce niveau le liber interne est plus abondant que dans la nervure médiane de la feuille cotylédonaire. Au moment où s'individualisent les faisceaux de l'hypocotyle, la même activité persiste ; la moelle que nous observions nettement, disparaît et fait place à une organisation anatomique correspondant aux figures II et III du stade précédent. Nulle part ailleurs qu'en cette région, nous ne constatons une division qui intéresse pour ainsi dire tous les éléments du cylindre

central : en 2 points seulement elle affecte une orientation tangentielle : c'est sous les 2 faisceaux libériens externes. Nous devons ajouter que l'assise ainsi formée est discontinue (*f*, fig. 22). Partout ailleurs le cloisonnement se fait dans un sens quelconque. Près du liber externe, cette activité aboutit à la formation de liber ; d'autres éléments par contre donnent simplement des cellules conjonctives.

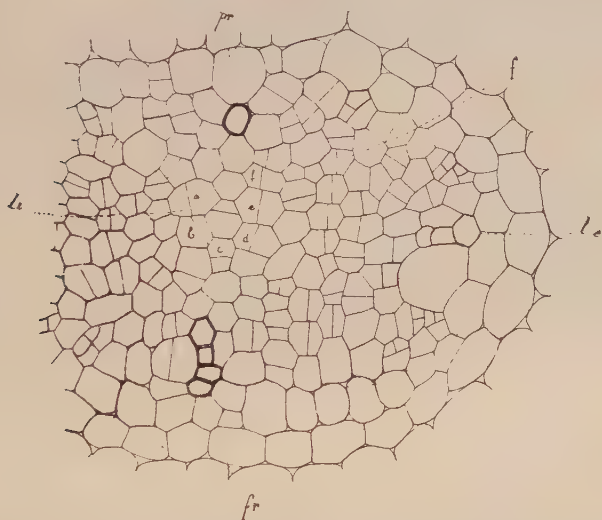



Fig. 22. — *Nolana atriplicifoliata.* Structure d'une jeune plantule avec activité; parenchyme interne du cylindre central.
*pr* et *fr* : pôle et faisceau radiculaire.

Au milieu du cylindre central, nous voyons une division générale intéressant les cellules *a, b, c, d, e, f*, qui dans l'ensemble tendent à former un anneau englobant une cellule qui elle-même se divise. Tout ceci peut être assimilé à ce que nous avons observé figure II avec cette seule différence que le liber interne n'est pas individualisé ; la cellule du centre est destinée à former la moelle.

Au-dessous, nous ne voyons rien de semblable ; les

cloisonnements sous le liber externe existent encore, mais au moins quatre assises de cellules allant d'un pôle ligneux à l'autre sont inactives ; les vaisseaux de bois sont plus nombreux que précédemment et le liber externe plus groupé ; cette structure persiste jusqu'à la base de l'hypocotyle et nous n'observons rien de caractéristique quant au liber interne.

Dans un échantillon plus jeune à cotylédons insérés dans le tégument de la graine, on trouve toujours du liber interne dans les pétioles cotylédonaires ; il est différencié dans une cellule en contact avec les grands éléments du parenchyme supérieur et certains des éléments proches, ou même accolés au bois : ceux-ci sont en voie de division. Le bois est représenté uniquement par 3 vaisseaux et au moins 3 cellules de parenchyme,semblables aux cellules du parenchyme vasculaire, les séparent du liber interne. Nous notons également qu'à ce niveau il n'y a pas de liber externe en dessous du bois, mais de part et d'autre et de telle façon qu'il n'est plus séparé du liber interne que par 1 ou 2 éléments, mais là se bornent les rapports que nous avons constatés entre ces 2 tissus, car nous n'avons jamais observé de communications.

A ce stade, le liber interne disparaît de bonne heure et cela au moment de la formation des faisceaux cotylédonaires ; les cellules du parenchyme qui se trouvaient en dedans des faisceaux ligneux sont très actives, et il n'en est pas de même de toutes les autres régions du cylindre central. Plus bas dans l'hypocotyle, nous trouvons simplement quelques cloisonnements des cellules axiales, sans que cela rappelle la grande activité que nous avons observée au stade précédent ; nous passons ainsi à la racine sans autres modifications de structure qu'un groupement des îlots libériens.

Enfin, dans une plantule qui a au plus 1 centimètre de longueur, le liber externe seul est différencié ; le bois et le liber interne ne s'observent nulle part.

En résumé, pour *Nolana* comme pour les 2 exemples précédents, le liber interne se différencie de bas en haut et de haut en bas ; la première région où il se montre, c'est au sommet de l'hypotycole et à la base des pétioles cotylédonaires. Cette différenciation est le résultat ou le corollaire d'une activité d'éléments du parenchyme du cylindre central. Ce cloisonnement affecte d'abord les cellules les plus proches du bois, puis au fur et à mesure que l'on descend dans l'hypocotyle, il intéresse des éléments plus internes. Cette progression vers le centre est en rapport avec la disparition progressive de la moelle ; finalement ces cloisonnements entourent une ou deux cellules qui sont les dernières traces du tissu médullaire de la tige ; ils finissent par occuper l'axe même de l'hypocotyle et disparaissent peu après. Le liber interne d'une plantule âgée se comporte de la même manière. La position centrale de ce liber qui émigre de plus en plus vers la périphérie au fur et à mesure que se forme la moelle, en dehors des considérations de formes ou de dimensions de cellules, nous amène à donner au liber interne de *Nolana atriplicifoliata*, le même caractère fasciculaire que nous avons reconnu aux deux précédentes plantules.

Les Nolanées présentent beaucoup d'affinités avec les Solanées ; nous procèderons donc à l'étude d'un certain nombre d'exemples pris dans cette famille. Gérard donna comme origine du liber interne, le liber externe lui-même, par une différenciation progressive de ce dernier vers le centre du cylindre central et l'isolement ensuite de la partie la plus interne par un parenchyme qui s'intercalerait entre les deux formations. Lamounette nia cette communication ; mais il est bon de remarquer qu'il ne cite qu'un seul exemple à l'appui : *Solanum nigrum*, qui précisément n'a pas été étudié par Gérard dont les observations portèrent sur *Datura stramonium* et *Atropa Belladona*. Ceci a tout de même de

l'importance, car, avant de rejeter les conclusions d'un auteur, il importe de contrôler ce qu'il a observé sur les mêmes échantillons dont il s'est servi. Cela a été le cas en ce qui nous concerne pour *Convolvulus tricolor* ; nous nous efforçons toujours d'étudier si ce n'est la même espèce, du moins un représentant du même genre ; nous ne serons que plus à l'aise pour étudier, si cela est possible, un exemple de notre choix susceptible de confirmer davantage nos conclusions.

Nos observations portèrent sur deux espèces du genre *Solanum* : *S. seathefolium* et *S. ovigerum* ; on pourra ainsi se rendre compte de la différence que peut avoir au point de vue du liber interne deux espèces d'un même genre. Nous étudierons ensuite *Atropa Belladona* que des auteurs comme Van Tieghem, Beauvisage ont étudié, en dehors de Gérard déjà cité ; et enfin *Physalis pubescens* ou l'Alkékenge doux qui est une plante assez commune des jardins.

### 4° *Solanum seathefolium.*

Il est connu que chez les Solanées, le liber interne apparaît très tôt dans l'hypocotyle et Bonnier dans son traité indique même sa présence dans la racine ; nous n'avons pas cru devoir consigner ici les observations faites sur cette partie de la plantule de *Solanum seathefolium*, il aurait fallu répéter, ou à peu près, celles de *Nolana*. Notons simplement qu'il n'y a pas de liber interne ; ce dernier n'apparaît qu'à la base de l'hypocotyle ; nous n'envisagerons donc que l'hypocotyle et les cotylédons.

A la base, le cylindre central présente 2 faisceaux de bois ayant leur première trachée accolée au péricycle, la structure radiculaire y est donc encore manifeste ; cependant les vaisseaux sont plus groupés et d'autre part des éléments latéraux apparaissent, éléments que nous avons déjà appris à connaître sous le nom de vaisseaux hypocotylaires. En pas-

sant de la zone vasculaire au milieu du cylindre central, nous remarquons que sauf pour 1 ou 2 des cellules de ce parenchyme interne, il n'y a pas de méats intercloisonnaires, et en particulier les 2 ou 3 assises qui se trouvent en dedans du bois et du liber externe ne présentent aucune différence avec celles de la zone vasculaire : ce caractère d'absence de méats nous sera très utile dans le cas présent, ainsi que nous le verrons bientôt.

Au-dessus, les vaisseaux hypocotylaires sont plus nombreux ; nous sommes en présence de 2 faisceaux ligneux formés de vaisseaux s'étalant entre la première et la deuxième couche sous-péricyclique, et se raccordant par leur centre avec les faisceaux radiculaires qui ne sont plus représentés que par deux trachées. Le liber externe a de nombreux éléments différenciés, et certains d'entre eux ne sont plus séparés du bois que par une seule cellule de parenchyme (fig. I, pl.VII). C'est à ce niveau que nous observons pour la première fois du liber interne. Il est accolé à une grande cellule qui occupe exactement l'axe du cylindre central (*m*) et que l'on peut pour cette raison considérer comme le premier indice de la moelle : elle a une forme arrondie et présente des méats avec toutes les cellules qui l'entourent, sauf cependant avec la cellule libérienne. Ce liber n'intéresse qu'un seul faisceau et est séparé du bois par au moins une assise de cellules. Nous notons d'autre part qu'une de ces cellules intercalaires se divise (*a*). Un fait,qui nous a amené d'ailleurs à le considérer ici comme important, un fait curieux est la présence de méats intercloisonnaires, pour toutes les cellules qui se trouvent en dedans du faisceau de bois dépourvu de liber interne. Il ne tarde cependant pas à apparaître ; nous observons alors que le premier îlot libérien s'est rapproché du bois tandis que l'autre en est séparé par 2 ou 3 cellules. A ce niveau les vaisseaux hypocotylaires perdent leur liaison avec le pôle ligneux radiculaire (fig. II, pl.VII) et un parenchyme formé d'éléments arrondis occupe maintenant une

position nettement centrale, d'où le liber interne est exclu ; nous nous trouvons en ce moment en présence d'une moelle bien constituée. D'une manière bien moins caractéristique il est vrai, cela nous rappelle ce que nous avons déjà observé pour *Nolana atriplicifoliata.*

A un niveau supérieur, nous trouvons 3 îlots de liber interne, dont 2 pour l'un des faisceaux (fig. 3, pl. VII). Ils sont toujours différenciés dans des éléments distincts de ceux de la moelle, les faisceaux ligneux n'ont guère subi de modifications. Plus au-dessus (fig. 4 *a* et 4 *b*, pl. VII) le liber interne est beaucoup plus évolué ; il y a un plus grand nombre de cellules compagnes par élément libérien : enfin, dernier caractère, les faisceaux cotylédonaires commencent à s'individualiser ; notons encore que le liber interne tend à se grouper en dedans des deux faisceaux de bois dont ils sont toujours séparés au moins par 2 cellules.

Au moment du raccord avec les cotylédons, le liber interne est peu abondant (fig. 5, pl. VII) dans l'un des faisceaux ; dans les pétioles cotylédonaires, il y a un rapprochement du liber interne au bois : un seul élément de conjonctif demeure entre eux ; et enfin dans toute la nervure médiane de la feuille, on trouve du liber interne. Celui-ci peut être formé de nombreux éléments (fig. 6, pl. VII) ou d'un très petit nombre, suivant que l'on a affaire à l'une ou l'autre feuille cotylédonaire. Il est certain que les cellules dans lesquelles se sont différenciés ce liber, font partie du faisceau, car on peut reconnaître en dehors d'elles l'endoderme. Cela s'observe surtout tout à fait à l'extrémité de la nervure médiane (fig. 7, pl. VII), où les relations avec le bois sont très étroites : le liber interne s'est différencié dans une cellule accolée à un vaisseau. Sa disparition s'effectue avant celle du liber externe.

L'étude d'échantillons plus jeunes nous donne ceci d'intéressant : nous constatons la présence de liber interne dans les cotylédons et son absence ou sa différenciation bien moins

accusée dans l'hypocotyle. Dans la feuille cotylédonaire, le liber interne est environné d'éléments très actifs (fig. 8, pl. VII). De cette activité résulte aussi bien du parenchyme que des nouvelles cellules libériennes. Une coupe faite dans l'hypocotyle à un niveau correspondant au début de la formation des faisceaux cotylédonaires, ne montre qu'un seul îlot de liber interne, avec une cellule voisine qui se divise très probablement pour former un élément analogue ; nous avons d'ailleurs constaté dans l'échantillon précédent qu'à ce niveau le liber interne avait groupé ses éléments, contrairement à ce qui existe plus bas où ils sont plus ou moins dispersés. Une seule cellule sépare ce liber du bois (fig. 9, pl. VII) et elle se divise également, de même qu'un certain nombre d'autres autour des vaisseaux ; est à remarquer la forme polygonale par laquelle elles se lient entre elles.

Au-dessous, cètte activité du parenchyme vasculaire disparaît ; tous les éléments du conjonctif interne ne diffèrent guère entre eux, de sorte que la moelle ne peut plus être caractérisée ; le liber interne s'y trouve encore mais disparaît peu après.

Dans une plantule plus jeune, une cellule cloisonnée transversalement demeure la seule indication que nous puissions avoir du liber interne dans l'hypocotyle ; dans le cotylédon par contre, il y a un seul élément libérien qui se caractérise par plusieurs cellules compagnes. Il n'est séparé du protoxylème que par une cellule de parenchyme.

Enfin dans un dernier stade, on ne trouve plus dans les cotylédons, que des cloisonnements nombreux des éléments qui se trouvent au-dessus de l'unique vaisseau de bois existant alors, et nous n'observons rien dans l'hypocotyle.

En résumé, cette plantule possède une zone où l'activité des éléments, qui forment le liber interne, est localisée à la partie supérieure de l'hypocotyle et à un degré plus accentué dans les pétioles cotylédonaires La différenciation se fait de bas en haut, à partir de cette région dans les pétioles coty-

lédonaires, et aussi de haut en bas dans l'hypocotyle ; mais ce ne sont plus alors que des traces cotylédonaires qui disparaissent rapidement ; enfin il faut constater qu'ici, comme pour *Nolana atriplicifoliata*, au fur et à mesure que la moelle s'individualise dans l'hypocotyle, le liber interne s'éloigne de plus en plus du centre pour se rapprocher du

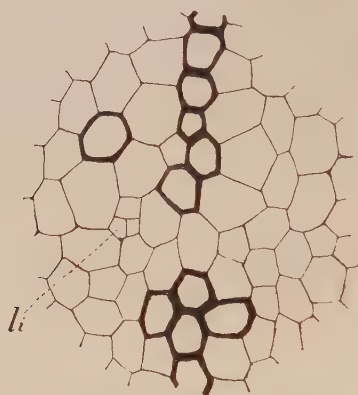



Fig. 23. — *Solanum ovigerum*. Apparition du liber interne à la base de l'hypocotyle ; *li* liber interne.

bois : cela est une preuve en faveur du caractère fasciculaire de cette formation.

### 5° *Solanum ovigerum.*

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, cette plantule bien qu'étant du même genre que la précédente, présente de notables différences au point de vue du liber interne ; d'autre part, nous y avons retrouvé la communication entre les 2 libers signalée par Gérard, et que bien des auteurs par la suite ont niée. Si nous n'avions étudié que *Solanum seathefolium* il est fort probable que nous eussions fait de même.

Le liber interne apparaît à la base même de l'hypocotyle

de cette plantule; les deux faisceaux de bois radiculaires unis au centre du cylindre central par du métaxylène, se sont à peine disjoints (une seule cellule les sépare), que nous constatons l'apparition du liber interne de part et d'autre du faisceau. Ce liber est distinct du liber externe grâce à 2 ou 3 éléments de parenchyme qui s'intercalent entre eux, tandis qu'il n'y a qu'un seul élément du côté du bois, ou même aucun élément intermédiaire, le bois étant alors accolé au liber interne. Nous n'observons d'abord qu'un seul élément libérien, puis apparaît un deuxième. Fait important, ils sont reliés au liber externe, dont ils ne paraissent être qu'une dépendance, mais nous reviendrons en détail sur cette question (fig. 23).

Au fur et à mesure que nous montons dans l'hypocotyle, le nombre d'éléments libériens augmente entre les faisceaux de bois (3 ou 4) ; et finalement, nous sommes en présence de plusieurs îlots s'étalant dans un plan perpendiculaire au plan ligneux et joignant les deux massifs libériens externes : en somme nous avons, à ce niveau, deux faisceaux de bois, et ce que l'on pourrait considérer comme un seul faisceau libérien groupant liber externe et interne. Il y a parfois communication entre les cellules, mais le plus souvent aussi, il y a un parenchyme intercalaire; enfin, notons la présence d'une cellule libérienne différenciée dans l'axe même du cylindre central (fig. 24).

La question étant de savoir si nous avons là une moelle dans laquelle serait différenciée le liber interne, il nous paraît opportun de faire remarquer qu'à la place même où nous trouvons en ce moment du liber, il y avait un peu plus bas du bois, et que dès lors ce tissu central doit être considéré par nous comme étant essentiellement un parenchyme vasculaire. D'autre part, nous sommes encore dans la partie tout à fait inférieure de l'hypocotyle et la structure racine demeure prédominante avec seulement quelques vaisseaux hypocotylaires. Le liber interne reste d'ailleurs au centre très longtemps, quelques vaisseaux de bois apparaissant sous

le liber externe achevant de l'isoler de ce liber ; on peut dire qu'à ce niveau, nous avons la structure suivante pour le cylindre central : un liber externe sous-péricyclique allant d'un pôle ligneux radiculaire à l'autre, deux faisceaux de bois radiculaires et quelques trachées entre le liber externe et

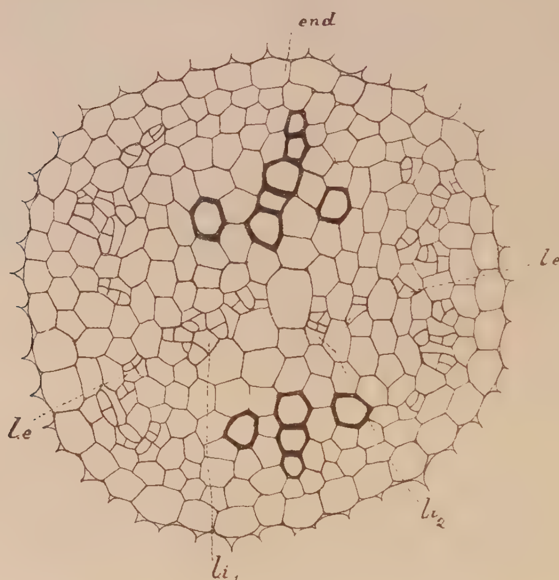



Fig. 24. — *Solanum ovigerum.* Liber interne à un niveau supérieur dans l'hypocotyle ; $li_2$ et $li_1$ liber interne.

le liber interne, et enfin les éléments occupant l'axe du cylindre sont des cellules libériennes.

Durant toutes ces modifications de structure, le cylindre central ne s'est guère développé ; il n'en sera plus de même désormais. En effet, très près du sommet de l'hypocotyle le cylindre central s'élargit ; les deux formations bois et liber externe, n'ont pas varié : le bois radiculaire est cependant réduit à un ou deux vaisseaux qui sont les premières trachées accolées au péricycle ; par contre, le liber interne s'est écarté du centre. Les éléments qui le constituent sont à la périphérie

d'un tissu formé d'un petit nombre de cellules arrondies avec des méats intercellulaires. Une fois de plus, nous observons ce fait dès la constitution de la moelle. Celle-ci se développe rapidement et au moment de la formation des faisceaux cotylédonaires, le liber interne n'est plus séparé du bois que par un seul élément de parenchyme quand il ne lui est pas directement accolé (fig. 25).

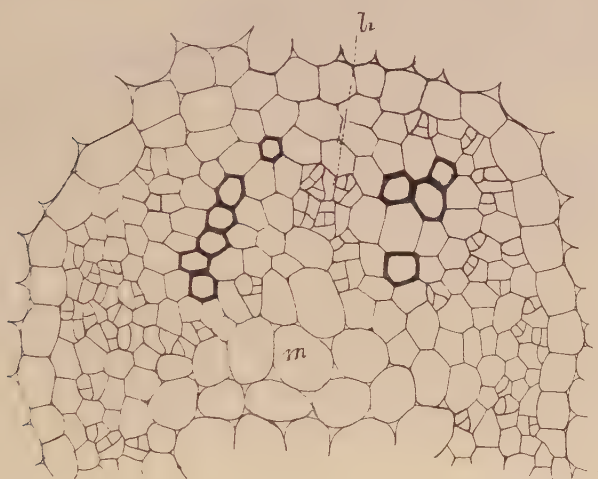



Fig. 25. — *Solanum ovigerum*. Liber interne au moment de la formation des faisceaux cotylédonaires. La moelle *m* est bien individualisée. *li*, liber interne.

Dans les régions intermédiaires, on trouve les traces des premières feuilles ; l'une d'entre elles à liber externe et interne bien différenciés, tandis qu'entre eux, une cellule commence seulement à se lignifier. Quand les cotylédons s'individualisent morphologiquement, le liber interne s'y retrouve aussi abondant qu'au-dessous ; il est plus indépendant du bois : une ou deux cellules l'en séparent, mais il se retrouve tout au long de la nervure médiane de la feuille cotylédonaire, et aussi dans les grosses nervures secondaires,

où nous avons pu l'observer, différencié dans une cellule en contact d'une part avec le bois, d'autre part avec l'assise palissadique (fig. 10. Pl. VII).

Nous voyons d'après cet exposé combien sont grandes les différences de structure entre les deux *Solanum* étudiés; bien plus abondant et mieux organisé, le liber interne de *Solanum ovigerum* offre d'autre part cette particularité de présenter dans la partie inférieure de l'hypocotyle, des anastomoses avec le liber externe tout à fait caractéristiques. Gérard avait donc bien observé, mais nous croyons seulement qu'il s'est trompé dans son interprétation, d'après laquelle il ne considère le liber interne comme étant une dépendance étroite du liber externe. C'est ce que nous verrons par l'étude d'échantillons jeunes.

Si l'on étudie des plantules à feuilles cotylédonaires étalées ou simplement libérées partiellement du tégument de la graine, les différences ne sont pas grandes avec le type que nous venons de décrire et qui avait un début de formation des premières feuilles. Il n'en est plus de même pour une plantule ayant ses cotylédons encore renfermés dans le tegmen. Les coupes de pétioles s'obtiennent difficilement et nous nous bornerons aux observations faites dans l'hypocotyle jusqu'au niveau où disparaît le liber. Une coupe faite au sommet de l'hypocotyle, nous montre une trace foliaire avec un seul vaisseau de bois, et des traces cotylédonaires qui sont d'ailleurs dans le même plan que les faisceaux ligneux radiculaires, avec les deux premières trachées. Le liber externe, très abondant, s'étale sous le péricycle et au centre même du cylindre central, on observe deux cellules libériennes bien différenciées. Le tissu, dans lequel elles se sont formées, se compose de 3 à 4 rangées de cellules alternant régulièrement d'un pôle ligneux radiculaire à l'autre. De formes polygonales et sans méats intercloisonnaires, ce tissu ne peut pas être assimilé à une moelle : c'est un parenchyme ordinaire qui en raison de son jeune âge, pourra évo-

luer pour donner du liber interne avec un plus grand nombre d'éléments.

Au-dessous, les traces foliaires ont disparu, et le liber interne présente toutes les caractéristiques d'une différenciation plus récente que précédemment. D'autre part, il n'est plus situé dans l'axe même du cylindre central mais de part et d'autre de cet axe.

Au-dessous, le liber externe et le liber interne ne sont plus séparés que par une seule cellule, ou encore par des éléments cloisonnés entre les deux tissus. C'est là seulement que nous avons trouvé un parenchyme actif dans cet hypocotyle. Il est à remarquer que le liber interne ne s'indique plus que par une simple cloison transversale affectant une cellule dont les reflets nacrés des membranes nous ont seuls permis de la déterminer. Il est évident que cette activité est en rapport avec les communications que nous avons observées entre les 2 libers en étudiant l'échantillon précédent.

Enfin dans une plantule très jeune qui n'a environ que 1 centimètre de longueur, nous ne voyons que des traces cotylédonaires peu différenciées ; il n'y a nulle part du liber interne. Son apparition est donc consécutive à l'apparition des premiers éléments du métaxylème et surtout des traces foliaires ; son évolution est rapide ; il devient aussi abondant que le liber externe et dans l'ensemble sa différenciation se fait dans l'hypocotyle de haut en bas ; c'est ce que nous a montré l'étude du 2e échantillon de *Solanum ovigerum*, où les membranes des cellules libériennes étaient bien plus épaisses dans la partie supérieure que dans la partie inférieure de l'hypocotyle. Cela détruit l'idée qui fait dépendre le liber interne du liber externe. Ces deux tissus sont autonomes et sont simplement susceptibles de s'anastomoser. Nous reviendrons sur cette question.

### 6° *Atropa Belladona* L.

Nous avons déjà dit que Gérard étudia cette plantule et qu'il donna au liber interne la même origine que celle qu'il avait donnée à *Datura stramonium* : le liber externe. Lamounette cite également cette plantule parmi celles qu'il a étudiées, mais il se borne à donner des conclusions sans rien décrire : pour lui, le liber interne se forme par des cloisonnements de quelques éléments du parenchyme central et il est donc médullaire. En 1891, Beauvisage dans le *Journal de Botanique* résumait son opinion de la façon suivante : « Après avoir minutieusement examiné à ce point de vue tous mes échantillons, je dois déclarer qu'ici l'explication de M. Hérail ne serait pas soutenable tandis que celle de de Bary est évidemment la bonne pour l'*Atropa Belladona.* » Enfin il complétait sa pensée de la façon suivante : « Ces massifs criblés sont en contact immédiat ou presque immédiat avec les groupes vasculaires, en dedans ou en dehors d'eux, ou sur leurs côtés, sans que la régularité des alignements radiaux soit en rien interrompue. »

Nous avons observé de nombreux faits analogues dans les 4 tiges que nous avons étudiées ; il convient de savoir si ces conclusions valables pour la tige de la Belladone le sont également pour la plantule.

La constatation principale, celle qui résume toutes nos observations, est la suivante : une même trace libérienne peut être successivement intra-ligneuse ou interne, interligneuse ou enclavée dans des vaisseaux de bois, et de là externe (du moins dans une jeune plantule). Le liber interne est représenté par un seul élément au moment de son apparition dans l'hypocotyle ; mais en montant vers les cotylédons il devient de plus en plus important, s'éloigne du centre du cylindre central, de façon à laisser au sommet de l'hypocotyle après la formation des faisceaux cotylédonaires,

une partie axiale qui a toutes les caractéristiques d'une moelle.

Le liber interne est également très abondant dans les feuilles cotylédonaires : il y en a jusqu'à l'extrémité de la nervure principale, mais sa disparition est antérieure à celle du liber externe. Le grand développement de liber interne est du fait de la différenciation du tissu secondaire surtout dans le plan intercotylédonaire ; cela n'a fait évidemment qu'activer la formation de ce liber, car déjà, il s'organise dans

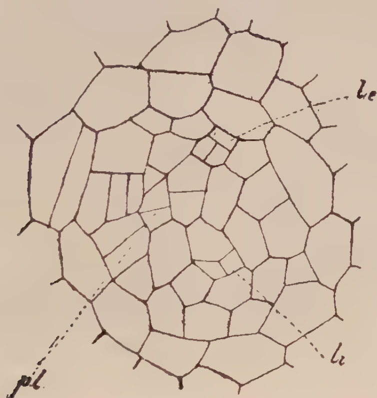



Fig. 26. — *Atropa Belladona.* Procambium de mamelon foliaire où l'on peut considérer *li* comme génératrice de liber interne.
*le* : liber externe.

un procambium ; considérons en effet, un des mamelons foliaires (fig. 26) qui se trouve entre les cotylédons : le faisceau procambial est constitué par un parenchyme dont quelques éléments sont en voie de division. Nous pouvons parfaitement distinguer une cellule libérienne externe bien différenciée (*le*), un parenchyme (*pl*), ligneux et enfin une cellule libérienne interne (*li*) dont le cloisonnement très caractéristique ne doit laisser aucun doute sur sa nature ; enfin elle a des membranes plus minces que *le*, ce qui tend à prouver qu'ici comme ailleurs, le liber interne s'est formé après le liber externe dans le procambium.

L'étude d'une plantule plus jeune nous montre que le

liber interne est plus abondant dans les feuilles cotylédonaire que dans l'hypocotyle. Dans les cotylédons, il s'observe fréquemment en contact direct avec le bois ou avec une cellule de parenchyme intermédiaire qui ainsi que nous l'avons montré maintes fois, a la même origine que la cellule libérienne elle-même. Il y a tendance du liber interne à se rapprocher de l'externe vers le sommet de la feuille cotylédonaire, mais nous n'avons jamais vu des relations aussi nettes que celles que nous avons constatées dans la feuille de *Vinca major*. Dans l'hypocotyle, le liber reste en contact intime

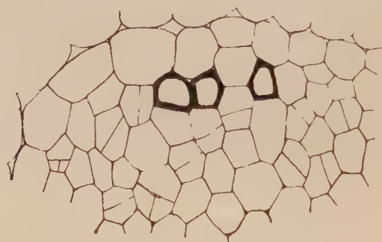


**Fig. 27. —** ***Atropa Belladona.*** **Jeune faisceau hypocotylaire montrant l'activité du parenchyme en dedans et de part et d'autre du bois.**

avec le faisceau de bois : nous reviendrons sur ce sujet ultérieurement. Ce qu'il importe d'observer ici, c'est l'absence du liber interne axial qui existait dans la plantule précédente ; il est donc de différenciation postérieure et sa présence est très certainement liée au développement des traces foliaires.

Dans une plantule plus jeune, on observe à la base des cotylédons, une activité très grande des éléments du parenchyme vasculaire et cela est manifeste surtout pour les éléments accolés et au-dessus du bois. Dans l'hypocotyle, la même activité se retrouve pour à peu près tous les éléments du cylindre central (fig. 27) et enfin l'une des cellules cloisonnées contre le bois tend à devenir interligneuse ; mais ceci ne s'observe que pour un seul faisceau, l'autre ne subit aucune modification. Cette cellule est évidemment destinée à donner l'élé-

ment libérien interligneux que nous avons observé dans les deux précédents échantillons. Enfin, à un niveau inférieur, tous ces cloisonnements disparaissent et nous arrivons peu après dans la racine.

Il en est donc d'*Atropa Belladona* comme des autres plantules étudiées; la différenciation se fait de bas en haut et de haut en bas avec comme point de départ le sommet de l'hypocotyle et la base des cotylédons. Les relations du liber interne avec le faisceau procambial sont encore plus nettes que partout ailleurs ; le liber dans cette plantule semble être une formation essentiellement mobile occupant une position quelconque autour de la trace cotylédonaire. Ceci sera étudié à la fin de ce mémoire.

### 7° *Physalis pubescens.*

Aucune plantule ne nous a paru plus intéressante que celle de *Physalis* ; en dehors de la formation du liber interne, les observations que nous avons faites nous ont été très utiles pour la bonne compréhension de l'hypocotyle en général ; cela tient à ce que les germinations assez avancées, que nous avons obtenues de ces plantules, nous ont permis de suivre le début de la différenciation générale du tissu secondaire dans l'hypocotyle. Nous avons constaté ainsi que cette évolution coïncidait avec une véritable involution d'autres tissus ayant joué un rôle prédominant dans la première partie de la vie de la plantule. Mais envisageons d'abord la question liber interne. Pour cela nous étudierons une plantule où le secondaire n'est pas encore différencié, puis des plantules plus jeunes.

La nervure médiane de la feuille cotylédonaire a un liber interne très abondant présentant avec le faisceau des relations les plus étroites, analogues à celles que nous avons déjà observées dans d'autres plantules et en particulier bois et liber interne sont différenciés dans des cellules accolées.

Dans la partie supérieure de l'hypocotyle, au moment du raccord des faisceaux, on trouve dans le plan intercotylédonaire des cellules libériennes in'ernes qui ne sont rien de moins que des traces foliaires. Au-dessus de ces cellules, existe une amorce d'assise génératrice. A ce niveau nous avons observé un fait important : ce liber interne est foliaire et est anastomosé avec le liber interne des cotylédons ; nous observons d'autre part une anastomose avec le liber externe foliaire. Ces anastomoses visibles sur une même coupe sont donc très rapides. Le liber interne des traces cotylédonaires est différencié dans des cellules de dimensions variables, les unes grandes, les autres par contre plus petites qui constituent le parenchyme intra-ligneux. Enfin dernière observation : le liber interne est devenu prédominant sur le liber externe.

A un niveau inférieur, la structure rappelle beaucoup celle de *Solanum ovigerum*. Les vaisseaux hypocotylaires apparaissent à la fois sous le liber externe et de part et d'autre du pôle ligneux radiculaire dont les premières trachées ne sont plus qu'à l'état de traces ; le liber interne est formé de nombreux éléments occupant le centre même du cylindre central. A ce moment, les dimensions des cellules deviennent à peu près les mêmes pour tout le cylindre central et enfin, malgré sa position axiale, certaines cellules libériennes sont encore en contact direct avec le bois.

Plus bas, le cylindre central devient plus petit et le liber externe redevient alors prédominant sur le liber interne qui garde sa position précédente pour l'un de ses éléments, tandis que l'autre présente des rapports étroits avec les vaisseaux ligneux différenciés sous le liber externe. La structure radiculaire va désormais s'affirmer de plus en plus. A un niveau inférieur, les vaisseaux de racine s'unissent aux vaisseaux de l'hypocotyle de manière à prendre l'aspect d'une branche d'X. Cette union est complète pour l'un des faisceaux et ne l'est jamais pour l'autre au niveau que nous considérons

actuellement. Là où serait le point de contact des deux branches de l'X, existent deux puis une seule cellule de parenchyme entre les 2 faisceaux (fig. 28 et 29) qui a formé du liber interne $li_1$ ; un autre élément libérien est rejeté à l'extérieur par l'union du faisceau radiculaire au faisceau hypocotylaire mais reste accolé à un vaisseau de bois. On

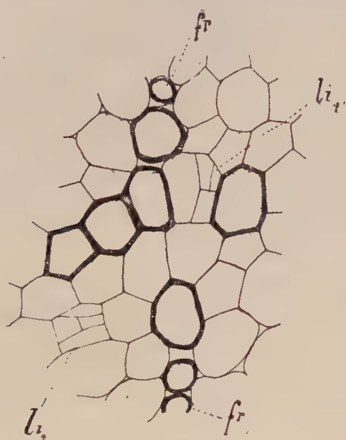



Fig. 28. — *Physalis pubescens.* Liber interne à la base de l'hypocotyle.

voit quel aspect curieux prend le liber interne dans l'hypocotyle (fig. 28) qui se trouve placé entre 3 vaisseaux de bois.

Enfin, lorsque les 2 faisceaux radiculaires s'unissent, l'une des cellules libériennes internes se rapproche davantage de l'extérieur ($li_2$), tandis que l'autre garde la même position et disparaît peu après. Y a-t-il lieu de considérer la cellule $li_2$ comme étant désormais du liber externe. Cet élément libérien était primitivement en dedans du bois, et il est maintenant en dehors séparé du liber externe et des premières trachées par une ou deux cellules de parenchyme. Ses relations avec l'un ou l'autre de ces tissus sont les mêmes; il con-

vient de considérer cette cellule libérienne comme la dernière trace de liber interne visible dans l'hypocotyle.

Des observations intéressantes peuvent être faites dans une plantule de 1 à 2 centimètres de longueur, car elle nous permet de nous rendre compte des premières différenciations libériennes internes. La feuille cotylédonaire en est dépourvue à cet âge ; on trouve au-dessus du faisceau de la nervure

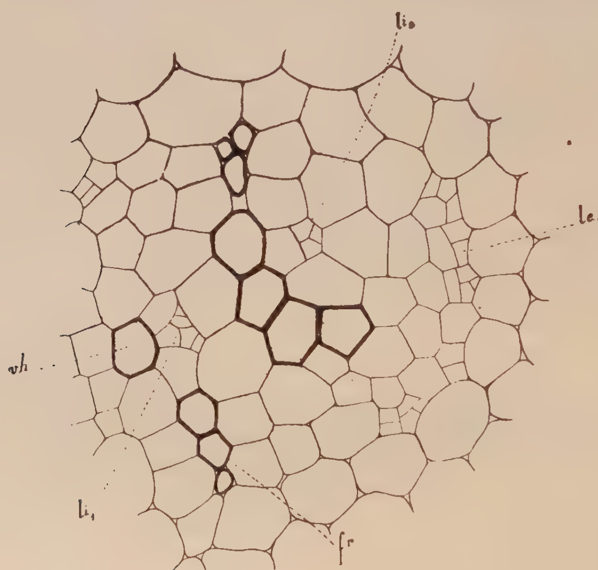



Fig. 29. — *Physalis pubescens.* Liber interne à un niveau supérieur de l'hypocotyle.
$li_1$ $li_2$, liber interne ; *vh*, vaisseau hypocotylaire ; *fr*, faisceau radiculaire.

médiane quelques éléments de parenchyme faisant la transition avec le tissu palissadique ; c'est aux dépens de ce parenchyme que se forme le liber interne. Le pétiole présente une certaine activité du parenchyme sus-jacent : ce sont tantôt des éléments en contact avec le bois qui est bien différencié, tantôt d'autres séparés du bois par une cellule. Nulle part nous n'avons observé du liber interne bien caractérisé.

Au sommet de l'hypocotyle, les traces cotylédonaires qui se composent de 3 à 4 vaisseaux de bois avec de part et d'autre quelques éléments du liber externe, présentent en dedans du bois quelques cellules, identiques de formes et de dimensions, à celles dans lesquelles s'est différencié le liber externe. Ce dernier est légèrement recouvrant pour l'un des faisceaux, mais ce recouvrement ne va jamais jusqu'à la constitution de liber interne.

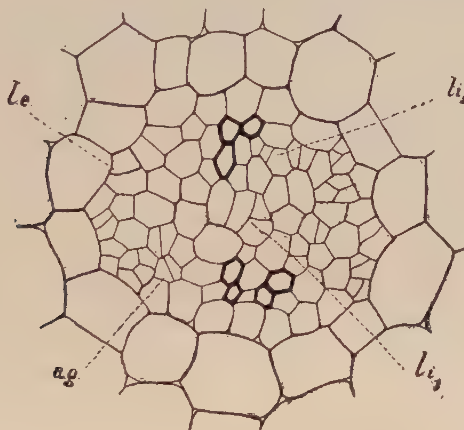



Fig. 30. — *P. pubescens*, jeune hypocotyle avec début de différenciation de liber interne en $li_1$, et $li_2$.

A ce même niveau, nous n'observons pas de traces foliaires. A un niveau inférieur, nous nous trouvons en présence d'une structure de racine avec faisceaux alternes. Nous trouvons un début de liber interne ; d'après ce que nous avons observé sur l'échantillon précédent, des cellules comme $li_1$ et $li_2$ (fig. 30) peuvent être considérées comme génératrices de liber interne.

Au-dessous, le cylindre central est plus petit, les faisceaux radiculaires tendent à s'unir au centre. Aucun cloisonnement ne signale la formation de liber interne et cependant nous

avons vu dans l'échantillon précédent qu'il y avait encore du liber interne à ce niveau.

Les mêmes généralités qui ont été retirées de l'étude des plantules précédentes s'appliquent ainsi à *Physalis pubescens* : première différenciation de liber dans la région du sommet de l'hypocotyle et de la base des cotylédons et de là, progression vers la partie inférieure de l'hypocotyle d'une part et vers le sommet des cotylédons d'autre part ; enfin, les rapports avec le faisceau sont attestés à côté d'autres caractères, par des anastomoses entre liber interne et liber externe sur lesquelles nous reviendrons.

Nous étudierons maintenant une plantule très âgée afin de savoir ce que devient cette structure hypocotylaire lorsque le tissu secondaire est bien développé. Les premières feuilles sont étalées et il y a un début de différenciation des feuilles suivantes ; nous nous bornerons cependant à étudier l'hypocotyle et les cotylédons.

Une coupe faite dans les pétioles cotylédonaires, montre un faisceau constitué principalement par du bois secondaire ; les vaisseaux du bois primaire ne sont plus qu'à l'état de traces, et c'est la position du liber interne par rapport à ces traces que nous devons envisager ; dans ce cas, on ne peut nier les relations qui existent entre ces 2 formations.

Le liber interne devient très abondant dans les pétioles au moment de leur insertion avec l'hypocotyle ; il est séparé du faisceau par 1 ou 2 éléments de parenchyme, mais une séparation analogue existe entre le liber externe et le bois. Entre les cotylédons, on trouve la tige qui a constitué son anneau vasculaire : il y a prédominance absolue du liber interne sur le liber externe. Le tissu secondaire est surtout développé dans les plans foliaires, et n'existe pas dans les plans cotylédonaires: Dans ce dernier plan, on trouve cependant du liber interne différencié dans une cellule séparée du liber externe en formation par une seule assise de parenchyme. Dans les plans foliaires, l'anneau vasculaire est discontinu,

des grandes cellules effectuant du côté interne la disjonction d'éléments du cambium, qui l'entourent de part et d'autre. A la faveur de cette discontinuité, le liber externe et le liber interne ne sont plus bien éloignés et nous avons observé une anastomose entre les 2 tissus, anastomose analogue à celle que nous avons constatée chez *Fuchsia coccinea.* D'autres faits semblables peuvent être observés plus bas dans l'hypocotyle ; d'une façon générale le liber est périphérique à quelques cellules franchement médullaires et, à ce niveau, souvent différencié dans un élément qui est en contact avec le bois. Au-dessous, l'hypocotyle présente un tissu secondaire très développé. Les traces cotylédonaires semblent être en voie de disparition. Seules, les trachées primitives subsistent et quelques vaisseaux qui raccordaient à un stade plus jeune la racine à la tige et que nous avons nommé vaisseaux hypocotylaires : ils unissent les derniers éléments du procambium aux vaisseaux secondaires. Les dimensions des éléments qui constituent le cylindre central sont capricieuses et on ne peut se baser sur ce caractère pour différencier, en dehors des zones vasculaires, plutôt une région de ce cylindre central qu'une autre. Une seule chose nous intéresse ici, c'est la tendance qu'ont les éléments vasculaires qui se trouvent dans le plan foliaire, à substituer désormais leur activité à ceux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire et qui ont fini, en quelque sorte, le rôle si important qu'ils ont joué dans la première partie de la vie de la plantule, avant l'apparition des feuilles. Les vaisseaux de bois qui existaient alors se retrouvent maintenant isolés les uns des autres et présentent des traces manifestes d'une involution ou plus exactement d'une regression, en raison de l'inactivité qu'ils doivent commencer à manifester ; ce qui est en rapport avec la disparition des feuilles cotylédonaires dès que la plante a individualisé sa tige. Le raccord se fait maintenant avec les premières feuilles, bien plus qu'avec les feuilles cotylédonaires.

Le liber interne qui est toujours très abondant tend à occuper désormais une position axiale dans le cylindre central. C'est peu après que s'effectue le raccord avec la racine. Les traces cotylédonaires, qui au-dessus tendent à disparaître, conduisent aux faisceaux radiculaires qui eux ont gardé toute leur organisation ; ils forment avec les traces foliaires un anneau vasculaire assez régulier. Ils établissent ainsi entre ces traces la liaison latérale qui n'existait pas au-dessus. Ces faisceaux radiculaires s'unissent bientôt au centre du cylindre en rejetant alors de part et d'autre le liber interne précédemment axial ; il est maintenant entre les vaisseaux de la racine et ceux des traces foliaires encore visibles. Aucune cellule ne sépare ces éléments libériens du bois à ce moment ; et l'on peut considérer le cylindre central en entier comme ayant donné des cellules vasculaires. Le liber externe est redevenu alors prédominant sur le liber interne ; et quelques éléments de ce dernier communiquent avec le liber externe. Cette communication n'entraîne nullement la disparition du liber interne qui existe encore au-dessous : ce qui détruit la possibilité d'une origine du liber interne aux dépens du liber externe, comme l'avait admis Gérard. Ce n'est en fait qu'une simple anastomose.

Le liber interne subsiste encore plus bas au moment où les faisceaux foliaires vont s'unir à travers le centre du cylindre central aux faisceaux de la racine. Il tend alors à devenir externe ; nous l'avons d'ailleurs déjà constaté pour un échantillon moins âgé, mais cette tendance ne s'affirme pas davantage. Il disparaît à la base même de l'hypocotyle.

Nous n'insistons pas davantage sur cette plantule ; nous avons d'autre part fait allusion plus haut, aux conclusions que nous comptons retirer de son étude pour l'hypocotyle en général.

### 8º *Asclepias curassavica.*

La plantule d'*Asclepias curassavica* est assez différente au point de vue du liber interne de celles que nous avons étudiées jusqu'ici.

La racine est du type binaire, et peu avant de pénétrer dans l'hypocotyle, le bois est sous forme de 2 faisceaux étalés sous le péricycle ou sous l'assise sous-péricyclique. Les vaisseaux les plus latéraux sont séparés des faisceaux de liber par 3 ou 4 rangées de cellules. Ce liber est lui-même formé de plusieurs éléments intéressant aussi bien le péricycle que les couches plus profondes.

Au-dessus, il y a constitution de 4 faisceaux de bois, en rapport 2 à 2 avec les pôles ligneux radiculaires où les trachées primitives s'observent encore ; par contre, les vaisseaux les plus éloignés du pôle sont exactement sous le liber externe. C'est la structure hypocotylaire, ou si l'on veut le raccord entre la tige et la racine le plus typique, avec dans le même faisceau un mélange des caractères de la tige et de la racine.

Cette structure du type 4 est suivie d'un élargissement du cylindre central, dû au grand développement que prend la moelle ; mais cela a été précédé par l'apparition du liber interne. Il est différencié dans une cellule tantôt accolée à un vaisseau de bois, tantôt séparée de lui par une seule cellule de parenchyme. Nous n'en avons trouvé d'abord que dans 3 faisceaux puis dans le quatrième. Dans une cellule de dimensions semblables à celles du parenchyme ligneux, nous trouvons une cloison isolant une toute petite cellule qui s'agrandit rapidement aux dépens de la cellule-mère, sans agrandissement de cette dernière d'ailleurs. De sorte que si nous montons dans l'hypocotyle, nous dirons que le liber interne commence à se former et qu'il va se substituer en quelque sorte à cet élément parenchymateux, en le trans-

formant anatomiquement et physiologiquement ; si au contraire nous allons vers la racine, nous dirons que la dernière forme sous laquelle une cellule libérienne interne se présente à nous, c'est une cellule de parenchyme qui pour être parfois en contact direct avec le bois, donne ainsi la preuve la plus évidente du caractère fasciculaire de cette formation.

A un niveau supérieur, la moelle s'est développée davantage ; les vaisseaux de bois sont plus nombreux et on n'observe plus de pôles ligneux radiculaires ; le liber interne est plus différencié ou tout au moins plus abondant, mais il ne s'observe pas toujours dans l'un des faisceaux ; il garde partout les mêmes relations avec le bois.

Considérons maintenant une coupe passant bien au-dessus du talon hypocotylaire. La structure du cylindre central est alors la suivante : Il y a un anneau libérien externe assez régulier et enfin des traces foliaires sont visibles, mais sont simplement représentées par la trachée primitive ; dans les plans radiculaires ou encore cotylédonaires, on ne trouve pas de liber interne. Il n'en est pas de même de part et d'autre de la trace foliaire et sous les faisceaux hypocotylaires. Dans l'une des traces foliaires, le liber interne est différencié, ainsi que nous l'avons fréquemment observé dans cette plantule, dans une cellule accolée au bois lui-même ; d'une façon générale, les éléments qui ont formé ce liber, sont semblables à ceux du parenchyme vasculaire sus-jacent, qu'il soit libérien ou ligneux ; ici comme ailleurs, aucun caractère morphologique n'est susceptible de rattacher le liber interne à la moelle formée de grandes cellules arrondies avec méats intercellulaires, et qui sur sa périphérie passe insensiblement à l'anneau vasculaire.

A un niveau supérieur, le liber interne tend à se rapprocher de la trace foliaire, d'autre part, il devient plus abondant et maintient toujours ses relations avec le faisceau de bois ou avec l'anneau vasculaire en général. Au-dessus, les traces

foliaires perdent beaucoup de leurs caractères et en particulier le liber interne se rapproche du plan cotylédonaire. Ce sont des vaisseaux libériens de raccord avec la feuille cotylédonaire. On en trouve non seulement en dedans du bois, mais encore dans une partie de l'anneau vasculaire où le bois n'est pas différencié. Aucune formation secondaire n'existe encore, et l'assise génératrice n'est même pas individualisée ; de sorte que nous trouvons en allant de l'extérieur vers l'intérieur : du liber externe en plages isolées les unes des autres par une grande cellule ; elles sont ainsi assez régulièrement disposées sous le péricycle ; puis une zone de petites cellules polyédriques qui nous conduit insensiblement à du liber interne qui a les mêmes caractéristiques que le liber externe, mais qui a aussi parfois ses éléments plus groupés, particulièrement en dedans des faisceaux de bois.

Au-dessus, les faisceaux cotylédonaires commencent à s'individualiser; le liber interne est devenu presque aussi abondant que le liber externe et, fait important, les deux formations sont susceptibles de communiquer entre elles. Lorsque les pétioles cotylédonaires s'individualisent morphologiquement, on trouve dans chacun d'eux, deux faisceaux doubles qui tendent à se réunir dans le plan médian. Cela se manifeste non seulement par la présence d'îlots libériens externes disposés d'un faisceau à l'autre, mais aussi par le liber interne qui présente maintenant des éléments différenciés dans la région axiale même du faisceau unique qui est en formation ; ils sont pour ainsi dire intercalés entre les deux groupes vasculaires dans le tissu parenchymateux qui les sépare encore, et enfin, l'élément le plus central n'est séparé du liber externe que par une seule cellule conjonctive. La jeune tige qui se trouve entre les cotylédons a seulement 2 ou 3 vaisseaux de bois, du liber externe bien développé et du liber interne localisé en dedans de la trace ligneuse, ce qui le lie étroitement aux formations foliaires. Enfin, les pétioles présentent également un cambium très actif, dans lequel du

bois secondaire s'est différencié et parfois aussi du liber interne.

Dans la feuille cotylédonaire proprement dite, nous trouvons très souvent le liber interne différencié dans une cellule accolée au bois. C'est donc là un caractère assez constant chez *Asclepias curassavica*. D'autre part, on en trouve également dans les plus grosses nervures latérales toujours en contact avec le bois et séparé du tissu palissadique par une

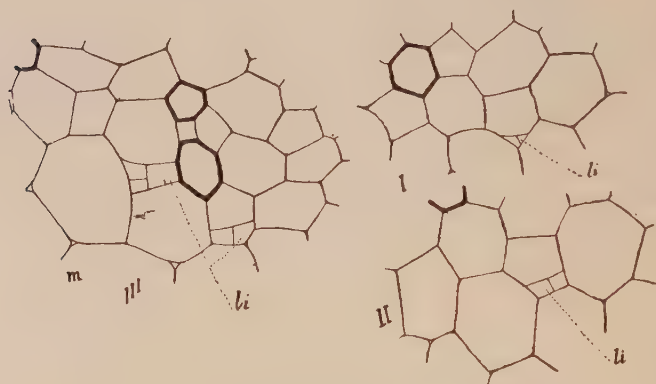



Fig. 31. — *Asclepias currassavica.* I-II. Différenciation du liber interne. III. Rapports du liber interne avec le faisceau de bois. *m*, moelle ; *li*, liber interne.

assise de parenchyme ; nous ajoutons, enfin, qu'à la faveur des raccords entre nervures secondaires et nervure principale, on observe des liaisons entre liber interne et liber externe qui dans l'axe même du faisceau se rapprochent jusqu'à venir en contact.

Si nous considérons maintenant une plantule plus jeune, à feuilles cotylédonaires non étalées, nous observons dans l'hypocotyle 2 ou 3 vaisseaux de bois par faisceau ; et d'une façon générale les relations du liber interne avec le bois sont aussi bien, si ce n'est mieux caractérisées que dans l'échantillon précédent. Fréquemment, nous observons du liber

interne différenicé dans une cellule accolée à une trachée soit en dedans du bois, soit latéralement sur la même rangée transversale ; et cela peut même être observé sur un même faisceau ainsi que nous l'avons représenté (fig. 31). Nous ne croyons pas que sur la position occupée par le liber dans cette figure on puisse douter de son caractère fasciculaire.

Ici également, nous observons une apparition du liber interne tout à fait caractéristique. Nous voyons d'abord un cloisonnement sur deux côtés adjacents de la cellule libérienne (fig. 31, I). En faisant varier le point du miscroscope, on voit l'un des points d'insertion de la cloison sur la membrane cellulaire, s'éloigner de l'autre qui reste fixe, de telle façon que l'élément libérien prenne en définitive l'aspect que nous avons représenté (fig. 31, II).

Là où le bois n'existe pas, les éléments du liber interne sont séparés de ceux du liber externe par un petit nombre de cellules et parfois deux seulement. Cette séparation enfin n'existe même pas à certains niveaux où les deux tissus se relient par des formations homologues intermédiaires, de telle sorte que nous sommes en présence d'un faisceau libérien qui s'étend transversalement du bord externe de l'anneau vasculaire au bord interne (fig. 32). C'est une anastomose, fait qui devient ainsi d'une observation assez courante dans le présent travail.

Enfin dans les feuilles cotylédonaires, nous trouvons du liber interne aussi bien différencié que précédemment, ce qui montre que son évolution se fait plus lentement dans l'hypocotyle que dans les cotylédons. Il disparaît peu avant la fin de la nervure médiane.

Nos observations porteront maintenant sur un échantillon très jeune ayant à peine 1 centimètre de longueur : les cotylédons sont encore fortement insérés dans le tégument de la graine et l'hypocotyle ne se distingue guère de la radicule. Nous n'avons trouvé que du liber externe commençant à se différencier dans un procambium très actif. La

seule indication de liber interne que l'on trouve dans cette plantule, c'est dans la feuille cotylédonaire, au-dessus d'une trachée qui a un début de lignification, une cloison transversale affectant une cellule du parenchyme supérieur accolée à cette trachée.

Si nous nous basons sur cette observation, ce serait de ce point que nous devrions faire partir la différenciation du

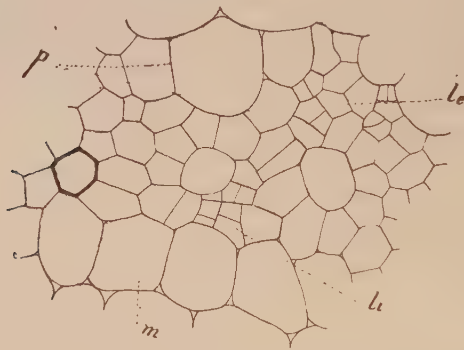



Fig. 32. — *Asclepias curassavica.* Anastomose entre liber interne : *li* et liber externe : *le.*

liber interne. Mais n'ayant pas pu contrôler le fait sur d'autres échantillons du même âge, nous nous abstenons de conclure en ce sens, bien que nous ayons la certitude que cette cellule est réellement une cellule libérienne de par les reflets nacrés de ses membranes. Nous nous bornons à signaler pour cette plantule la rapidité avec laquelle évolue le liber interne dans les cotylédons, tandis que dans l'hypocotyle son évolution est plus lente ; et enfin les rapports multiples qu'il présente avec le faisceau normal, soit avec le bois, soit même avec le liber externe.

### 9° *Oenothera americana*

La racine d'Oenothère a une structure très complexe qui l'éloigne des types étudiés jusqu'ici ; cela est si vrai que Gérard puis Lamounette qui étudièrent tous les deux la même plantule *Oenothera biennis*, ont donné chacun un type différent : 3 a dit Gérard, 2 a dit Lamounette. Nous n'avons pas eu la possibilité d'étudier *Oenothera biennis* ; mais *Oenothera americana* a donné le type 4 ainsi que nous l'avons figuré (fig. I, pl. VIII).

Dans l'hypocotyle, les 2 faisceaux ligneux disparaissent où ne sont plus représentés que par des traces comme *b-b'* ; les 2 autres sont formés d'un protoxylème et d'un métaxylème, que séparent parfois une ou deux cellules de parenchyme. Dans l'axe même du cylindre central, là où au-dessous existait du bois, il existe désormais un conjonctif qui s'élargira de plus en plus au fur et à mesure que l'on s'approchera du sommet de l'hypocotyle ; ses éléments ont un contour polygonal très régulier, avec ou sans méats intercloisonnaires.

Cette structure se maintient assez longtemps dans l'hypocotyle et le liber interne n'apparaît que peu avant la formation des faisceaux cotylédonaires. Les vaisseaux de bois deviennent simplement plus nombreux, mais aucune espèce d'orientation dans la différenciation de leurs éléments ne peut être mise en évidence. Nous sommes là en présence de vaisseaux de raccord entre tige et racine. Le raccord avec la feuille cotylédonaire est direct : plan cotylédonaire et plan ligneux radiculaire se confondant.

Nous observons pour la première fois du liber interne sous la forme d'un seul élément intéressant un des faisceaux. Mais il s'est différencié un peu latéralement comme s'il était surtout une trace foliaire et non une trace cotylédonaire. Il n'y a rien de régulier dans sa différenciation ; tantôt cela

s'est fait dans une grande cellule séparée du bois par un élément de parenchyme, tantôt au contraire la cellule est petite et de dimensions analogues à celles où s'est formé le liber externe.

Dès lors, la différenciation s'accentue rapidement mais toujours de façon inégale pour les 2 faisceaux; 5 ou 6 éléments libériens correspondant à un faisceau se sont déjà différenciés, que dans l'autre le liber interne commence seulement à apparaître sous la forme d'un simple cloisonnement transversal affectant une cellule, dont les relations avec le bois sont les mêmes que celles que nous avons déjà constatées (fig. III, pl. VIII). A ce niveau, il est incontestable que les éléments libériens les plus proches du faisceau doivent être considérés comme des traces cotylédonaires, tandis que d'autres comme $li_1$ seraient des traces foliaires ; ils représentent en tout cas, en dehors du liber externe, les premières indications de ces traces que nous ayons dans l'hypocotyle.

Au-dessus se forment les faisceaux cotylédonaires ; le liber interne y est bien caractérisé ; on ne trouve que 1 à 2 cellules libériennes par faisceau ligneux, toujours séparées du bois au moins par un élément de parenchyme : mais elles sont bien plus distinctes du tissu médullaire qui est en ce moment bien caractérisé par ses grandes cellules avec méats intercloisonnaires.

Si nous observons maintenant la trace foliaire, nous voyons qu'elle n'est plus représentée que par un massif procambial où seul le liber externe est visible, moins différencié; tandis qu'il est impossible, pour l'instant, de rattacher les cloisonnements les plus internes du procambium à une formation de liber interne, cette activité étant générale et aucun caractère ne distinguant plus spécialement cette région d'une autre.

Plus haut dans une région où les cotylédons sont individualisés morphologiquement, le liber interne est moins diffé-

rencié (fig. V, pl. VIII). Il y a une simple cloison transversale affectant un certain nombre de cellules qui présentent les plus grandes relations morphologiques avec le parenchyme vasculaire, où ce cloisonnement peut parfois se continuer. Il y a toujours lieu de constater qu'une différenciation analogue ne se retrouve toujours pas dans l'autre pétiole. Cette inégalité remarquable au point de vue structure anatomique et que nous avons d'ailleurs observée à un degré moindre dans *Solanum seathefolium* est certainement en rapport avec la disposition alterne des feuilles sur l'axe. Mais ce n'est là qu'une simple remarque ; nous nous bornons à signaler la relation qu'il y a entre les deux faits : à savoir que, bien que morphologiquement opposées, l'une des feuilles cotylédonaires paraît être plus jeune que l'autre au point de vue anatomique. Le liber interne disparaît d'ailleurs rapidement dans cette feuille peu après le début du limbe.

Nous avons étudié un certain nombre d'autres échantillons du même âge, ce qui nous a permis de faire des observations complétant ou corroborant celles précédemment faites. D'abord l'inégal développement du liber interne dans les pétioles est un fait absolument constant. Ensuite, la première fois que l'on observe du liber interne dans la trace foliaire, c'est en dedans d'un procambium n'ayant différencié que le liber externe (fig. VI, pl. VIII). Cette figure représente une trace foliaire où le fait que nous venons de signaler est particulièrement net. Nous observons du liber externe (*le*), un parenchyme intermédiaire qui formera le bois et une cellule libérienne interne (*li*). Ici également, cela ne s'observe que dans une trace foliaire, l'autre est dépourvue de liber interne.

Enfin, avant le passage dans les pétioles cotylédonaires, le liber interne tend à se grouper en dedans du bois (fig. IV *a* et IV *b*). Nous avons constaté des faits analogues dans d'autres plantules déjà étudiées.

L'étude de jeunes échantillons nous donne très peu de

renseignements. Il est extrêmement difficile, de mettre en évidence des stades de différenciation intermédiaires entre celui que nous venons de considérer et celui où le liber in-

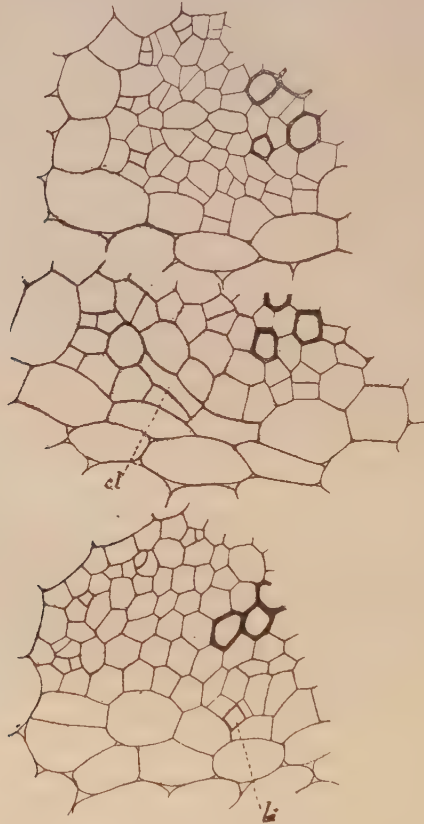



Fig. 33. — *Oenothera americana.* Partie latérale d'un faisceau pétiolaire avec anastomose entre liber interne et liber externe ; *cl*, canal libérien établissant l'anastomose.

terne fait complètement défaut, alors même que bois et liber primaires sont différenciés dans l'hypocotyle. Son apparition est assez brusque et son évolution très lente, en exceptant cependant la trace foliaire où le liber interne est incontestablement procambial.

Nous avons vu dans un chapitre précédent que Col faisait dériver le liber interne de l'externe par recouvrement unilatéral ou bilatéral du bois par le liber externe. Nous avons vu également que ce fait devait être rattaché aux différents cas d'anastomoses que nous avons observés entre les deux tissus. Il en est ainsi pour le pétiole cotylédonaire de *Oenothera americana*. On peut se rendre compte que dans cet organe, il y a recouvrement, formation d'un canal libérien ; et lorsque ce dernier disparaît, il existe, en dedans du bois, un élément libérien qui n'existait pas au-dessus (fig. 33). Mais sur le même échantillon nous avons observé plus haut du liber interne finissant en aveugle. Nous reviendrons plus loin sur ces faits.

En résumé la plantule d'*Oenothera americana* se caractérise par un liber interne périphérique à la moelle, et qui n'est jamais aussi abondant que dans *Physalis* ou même *Asclepias*. Toutefois, c'est près des cotylédons qu'il y en a le plus et c'est ce qui nous amène à considérer cette partie supérieure de l'hypocotyle comme étant le point de départ de sa différenciation. Mais les cotylédons eux-mêmes peuvent former du liber interne par recouvrement du bois par le liber externe. Bien que ce fait ne soit pas général, il est néanmoins une preuve incontestable que le liber interne se rattache au faisceau et non à la moelle.

### 10° *Cucurbita pepo D C*

Etudiée par de nombreux auteurs, la famille des Cucurbitacées fut pour Hérail une exception quant à la nature du liber interne, qu'il reconnaissait là être bicollatéral. Lamounette qui étudia la plantule émit de sérieuses réserves sur cette opinion et il tend à considérer le liber interne ayant là comme ailleurs le caractère médullaire.

Son argument le plus fort fut que, contrairement à ce que

tous les auteurs avaient cru observer jusqu'alors, la différenciation du liber interne, est nettement postérieure à celle du liber externe. Les partisans de de Bary se basaient sur la formation simultanée des deux libers ; cette observation étant considérée comme erronnée, leur idée s'effondrait du même coup. Col, et surtout Baranetzky obtinrent des résultats intéressants, intermédiaires en quelque sorte entre ceux déjà énoncés ; pour Baranetzky la différenciation est postérieure, mais elle s'effectue cependant aux dépens d'un certain nombre de cellules vasculaires. C'est exactement ce que nous nous sommes efforcé de montrer dans toutes les plantules étudiées jusqu'ici. Reprenons donc l'étude d'une cucurbitacée à seule fin de savoir, si vraiment nous devons faire de cette famille une exception ou si elle rentre dans la généralité des observations que nous avons déjà faites.

Nous ne décrirons pas de façon précise le passage de la tige à la racine ; nous rappellerons simplement que le renflement du talon hypocotylaire est corrélatif d'un dédoublement des faisceaux radiculaires. Ils sont à proprement parler des raccords entre la racine et les faisceaux cotylédonaires qui sont au nombre de 6. C'est au moment où se produit le premier raccord qu'apparaît le liber interne ; cela n'est d'ailleurs pas simultané dans les 8 faisceaux. Le liber est bien différencié dans les faisceaux qui en possèdent, mais il est relativement peu abondant ; il n'y a en effet que quelques éléments libériens tous séparés du bois par une cellule de parenchyme. Ici nous devons faire remarquer que le liber interne a absolument le même aspect, la même configuration que nous avons observée dans certains exemples précédents, comme *Vinca major* ou *Solanum nigrum*, bien qu'il ait été question alors de la tige, ou encore des plantules comme *Ipomea*, *Nolana*. Il se forme dans des cellules qui sont semblables à celles du faisceau normal.

Dans d'autres faisceaux, le liber interne est indiqué par un simple cloisonnement transversal. Les cellules qui se

divisent se groupent de façon à s'étaler contre le bord interne du faisceau ou bien encore de façon à pénétrer assez profondément dans la moelle. Enfin, nous avons pu observer, fait important, une cellule libérienne en contact avec une trachée qui n'est plus qu'à l'état de trace.

Nous étudions maintenant une coupe faite assez près de l'insertion des feuilles cotylédonaires, dont ce sont précisément les traces au nombre de 6. Si nous voulions établir une formule pour le passage de la racine à la tige, *Convolvulus tricolor* et *Cucurbita pepo* auraient la même. C'est ainsi que le faisceau médian du pétiole provient de la réunion de deux autres, hypocotylaires, qui eux-mêmes se raccordent pour former l'un des faisceaux de la racine. Les deux autres proviennent chacun d'un groupement de faisceaux hypocotylaires différents. Le liber est maintenant abondant (fig. 34) ; nous en retrouvons différencié dans des cellules en contact avec le bois, ou encore il existe des vaisseaux d'origine primaire, isolés au milieu d'une véritable plage libérienne ; ce sont très probablement des trachées autour desquelles tout

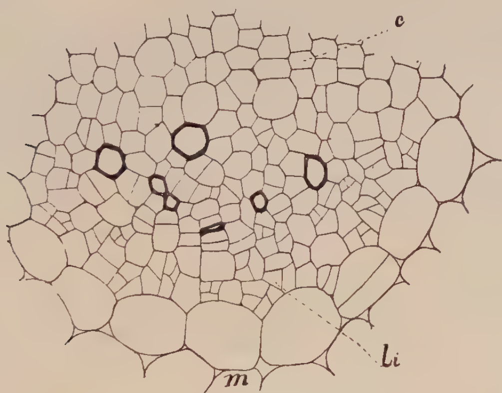



Fig. 34. — *Cucurbita pepo.* Partie interne de faisceau hypocotylaire avec liber interne différencié. Le cambium est nettement distinct au-dessus en *c*.

le parenchyme incontestablement vasculaire s'est libérifié. Entre les 2 faisceaux hypocotylaires, qui vont se raccorder au faisceau médian du pétiole, existe un conjonctif dont les éléments se montrent particulièrement actifs. De part et d'autre et en dedans des faisceaux, ce cloisonnement s'oriente et devient nettement transversal ; il sépare ainsi une zone où le liber interne est bien différencié du bois et du parenchyme qui se trouve au-dessus. C'est un autre exemple de fausse assise génératrice dont l'activité aboutira à la formation de liber interne secondaire. Il y a dans tout cela une certaine similitude entre liber externe et liber interne, car la régularité du cloisonnement des cellules intermédiaires entre bois et liber anormal s'apparente ici, du simple point de vue morphologique à l'assise génératrice libéro-ligneuse ; en tout cas, ce cloisonnement se comporte vis-à-vis du liber interne de la même façon que l'assise génératrice normale se comporte vis-à-vis du liber externe.

Au-dessus, au moment de l'individualisation morphologique des cotylédons, nous avons encore observé du liber interne accolé à un vaisseau de bois primaire. Tout le parenchyme dont nous avons signalé précédemment l'activité se montre encore plus actif entre les 2 faisceaux qui unis au-dessous, tendent à en former 2 autres qui vont irriguer le limbe de la feuille cotylédonaire. Le pétiole est d'ailleurs extrêmement court. D'une façon générale la nervure médiane et les premières nervures latérales ont du liber interne, tandis que les autres en sont dépourvues. Partout il est en contact avec un vaisseau de bois sans aucun élément intermédiaire : la même rangée transversale des cellules internes du faisceau donnant parfois indifféremment du bois et du liber. On en trouve jusqu'au sommet de la feuille, mais le liber interne disparaît toujours avant le liber externe, ce qui justifie déjà l'observation de Lamounette : les deux libers ne se forment pas simultanément.

Si nous observons maintenant les premières feuilles diffé-

renciées entre les cotylédons, qui ne sont encore que sous la forme de mamelons foliaires, nous voyons dans le procambium un arc de liber et de parenchyme qui recouvre latéralement le bois, en dedans duquel on ne trouve que les éléments d'un conjonctif dont quelques-uns sont cloisonnés transversalement. Ce conjonctif est en continuité avec le parenchyme libérien externe de part et d'autre du pro-

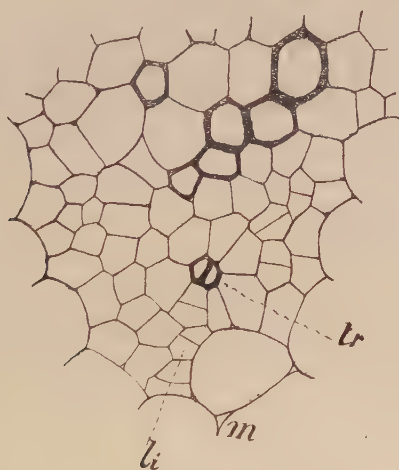



Fig. 35. — *Cucurbita pepo*. Jeune faisceau avec début de différenciation de liber interne. A ce stade le liber externe est bien différencié. *tr*, trachées ; *li*, liber interne ; *m*, moelle.

toxylème. Le liber interne n'est donc pas aussi bien caractérisé que le prétendent les partisans de de Bary ; cette observation se fait encore plus nettement dans une jeune plantule ayant environ 1 cm. 1/2 de longueur qui a ses cotylédons insérés dans le tegmen. Dans aucun faisceau, nous n'avons observé du liber interne bien caractérisé ; cependant le bois est bien différencié et le liber externe également. En dedans du bois, on trouve simplement un parenchyme identique au parenchyme vasculaire supérieur et où parfois

il y a un ou deux cloisonnements, qui donneront ultérieurement les premiers éléments libériens (fig.35). Lorsque ceux-ci commencent à se différencier, ils ne sont pas toujours en contact avec le bois comme le prétend Hérail, mais séparé le plus souvent par une ou même deux cellules susceptibles elles-mêmes d'évoluer et de donner du liber interne, auquel cas le contact s'établit alors entre les deux formations. Ceci prouve que tout cet ensemble constitue réellement un parenchyme vasculaire, étroitement lié dès lors au faisceau.

Nous pourrions faire des observations analogues sur *Cucumis melo*, où en particulier, les relations entre le faisceau et le liber interne sont les mêmes : c'est bien dans le tissu procambial mais après le liber externe et le bois que se différencie le liber interne. Nous avons cru d'autre part observer des communications entre ces 2 tissus, mais nous ne pouvons malheureusement être ici aussi catégorique que nous l'avons été dans les cas semblables signalés plus haut. Les premières cellules libériennes internes dans *Cucumis melo*, par exemple, se forment sur les parties latérales du faisceau et sont assez proches du liber externe ; d'ailleurs nous avons déjà dit qu'un conjonctif existait entre eux à l'exclusion de tout vaisseau de bois.

En résumé, nous devons surtout retirer de cette étude que le liber interne des Cucurbitacées se forme suivant un processus identique à ce que nous avons constaté jusqu'à présent pour les autres plantules. Nous avons observé là comme ailleurs, de fréquents contacts entre bois et liber interne ; nous avons également noté qu'il se formait dans le procambium auquel un faux cambium s'adjoignait extérieurement peu après et alors son évolution devenait très rapide. Enfin, il descend plus ou moins dans l'hypocotyle suivant les faisceaux que l'on considère.

### 11° *Cuphœa platycentra*

Lamounette en étudiant la famille des Lythrariées, nota l'absence du liber interne dans *Lythrum salicaria* et *Cuphœa lanceolata*. L'étude de ces plantules, petites et fragiles, est extrêmement délicate et nous n'avons pu faire d'observations intéressantes que sur *Cuphœa platycentra*. En raison des résultats obtenus, résultats qui contredisent ceux de Lamounette, nous aurions été heureux d'étudier en même temps *Cuphœa lanceolata*; néanmoins la présence du liber interne dans *Cuphœa platycentra* est trop nette pour qu'elle ne soit pas générale; mais sa distribution est aussi très particulière, et sous ce rapport cette plantule se sépare de toutes celles que nous avons étudiées jusqu'ici.

Sur une coupe faite dans la racine, nous avons observé 3 faisceaux de bois et 3 massifs libériens externes. Deux des faisceaux de bois sont plus importants que l'autre ; l'ensemble délimite intérieurement un parenchyme formé d'éléments polygonaux sans méats intercloisonnaires.

Au-dessus, il y a eu formation de nombreux vaisseaux d'un métaxylème réunissant les trois faisceaux ligneux de façon à former un véritable anneau, plus ou moins régulier, englobant un parenchyme semblable à celui que nous avons observé précédemment et dans lequel nous voyons maintenant apparaître le liber interne. Il faut insister sur le fait que nous sommes ici dans la racine, ainsi que l'attestent ses formations les plus caractéristiques existant à ce niveau : poils radicaux ou racines adventives, comme on peut s'en rendre compte (fig. 36). Le liber interne est séparé du bois par un élément du conjonctif central On voit (fig. 36) qu'il est très bien différencié et qu'il n'est surtout ni plus jeune, ni plus âgé que le liber externe. Ceci pourrait laisser supposer qu'il y a eu formation simultanée. Nous verrons ce qu'il en est ultérieurement.

Au-dessus, on observe une communication nette entre les 2 libers. Elle se fait de telle sorte qu'au moment du passage, les éléments intermédiaires sont englobés entre 2 vaisseaux de bois ; on peut ainsi observer sur la même coupe de l'intérieur vers l'extérieur, du liber intra-ligneux, interligneux et enfin externe. Cette anastomose s'est faite au niveau d'une racine adventive.

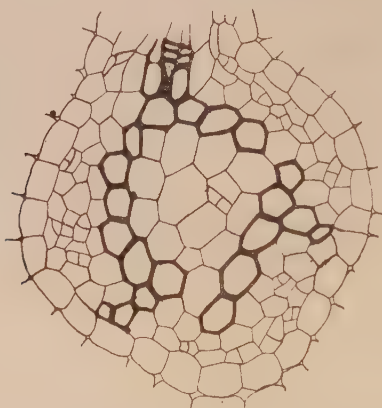


Fig. 36. — *Cuphœa platycentra.* Liber interne radiculaire.

Le cylindre central s'élargit de plus en plus et le liber garde la même position interne dans un parenchyme devenu plus abondant. Nous sommes maintenant dans l'hypocotyle. Corrélativement à cet élargissement du cylindre central, l'anneau ligneux est rompu en plusieurs points de façon à délimiter de nouveau les trois faisceaux précédents : 2 radiculaires, et le troisième étant une trace foliaire avec 3 vaisseaux différenciés au-dessous d'un liber externe bien caractérisé. Les cellules du centre du cylindre central tendent désormais à prendre une forme arrondie, ce qui indique que la moelle commence à se former. Dès lors, le liber interne qui était naguère axial devient périphérique ; il est d'autre

part curieux de constater qu'il est immédiatement moins différencié et présente toutes les caractéristiques d'une disparition prochaine (fig. 37. *li*) ; il y a un cloisonnement unique analogue à ce que nous avons constaté chez *Asclepias curassavica.*

Au-dessus, on n'observe plus de liber interne. On l'observe pour la dernière fois très près du liber externe. Le paren-

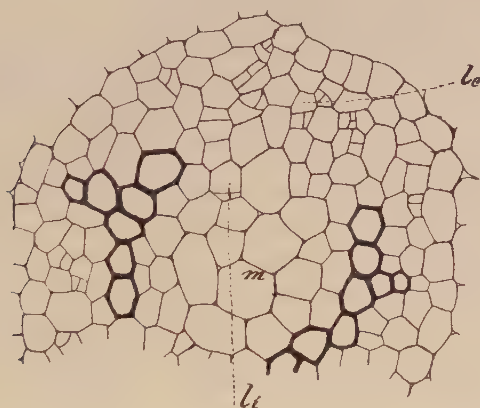



Fig. 37. — *Cuphæa platycentra.* Elargissement de la moelle *m* et liber interne peu avant sa disparition au sommet de l'hypotycole.

chyme dans lequel se trouve ces deux formations est identique : ce sont de petites cellules qui semblent s'être différenciées à la manière d'un tissu secondaire dont les rangées iraient jusqu'au centre du cylindre central, dans la région des grandes cellules médullaires. Ce parenchyme disparaît aussitôt et nous n'avons pas pu observer un raccord quelconque entre ces 2 libers. A ce niveau, la trace foliaire ne présente plus qu'un seul vaisseau de bois qui est la première trachée.

Au-dessus, le liber interne s'observe de nouveau, mais cette fois en dedans de la trace foliaire. Il a déjà différencié

2 éléments dont l'un est en contact avec la trachée, et l'autre, séparé par une seule cellule de parenchyme. L'autre trace foliaire présente à peu près les mêmes caractères que nous avons observés dans le mamelon foliaire d'*Atropa Belladona*. Mais il y a plus de régularité dans le cloisonnement de la partie du procambium qui donnera le bois. Ceci nous amène à considérer la petite cellule plus interne qui se signale également par son activité comme étant celle qui doit donner le liber interne d'après ce que nous savons sur la position d'un des éléments libériens de l'autre trace (fig. 38).

Sur une coupe faite au sommet de l'hypocotyle, au moment de la formation des feuilles cotylédonaires, on n'observe plus de liber interne en dedans des traces foliaires ; d'autre part, les cotylédons en sont totalement dépourvus, ce qui prouve que le liber interne de *Cuphœa platycentra* est essentiellement de nature foliaire.

Cependant l'étude d'échantillons jeunes nous indique que le liber interne peut être bien différencié dans la racine et ne pas se rencontrer dans l'hypocotyle : ce fait pouvait d'ailleurs être prévu. Devons-nous considérer ce liber interne de racine comme une trace foliaire qui descendrait très bas dans la plantule, alors même que rien n'accuse la différenciation des premières feuilles ? Sa différenciation évolue de bas en haut, et d'autre part, il est curieux d'observer que les relations du faisceau avec le liber interne sont les mêmes depuis son apparition dans la racine jusqu'à sa disparition dans l'hypocotyle. Il se trouve d'abord dans une cellule du parenchyme central dans une position presque axiale ainsi que nous l'avons figurée (fig. 36). Il est séparé du bois par une cellule. Au fur et à mesure que l'on monte dans la racine, puis dans l'hypocotyle, il occupe une position de plus en plus périphérique en rapport avec l'élargissement du cylindre central, élargissement dû en grande partie à la formation de la moelle. Malgré cela, les rapports avec le faisceau n'ont pas changé. Il y a toujours une cellule inter-

médiaire. C'est le même fait que nous avons observé dans d'autres plantules et qui plus que tout autre argument, prouve le caractère fasciculaire du liber interne et le rattache en même temps aux traces foliaires.

L'étude d'une plantule très jeune ne nous donne pas d'autre résultat, si ce n'est une différenciation presque simultanée du liber interne et du liber externe dans la racine.

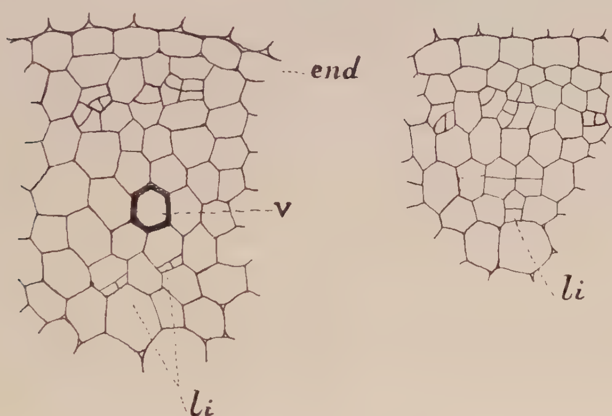



Fig. 38. — *Cuphœa platycentra.* Traces foliaires avec liber interne différencié ou au début de sa différenciation ; *v*, vaisseau primaire; *li*, liber interne.

Il n'y a alors que 2 vaisseaux de bois par faisceau et une des cellules du parenchyme central est cloisonnée transversalement. Le liber externe est déjà représenté avec 2 cellules compagnes par élément, ce qui prouve une différenciation précédant de peu celle du liber interne. Il en a été de même d'ailleurs pour la plupart des exemples étudiés jusqu'ici.

### 12° *Vinca rosea, Lactuca sativa,* etc.

Au deuxième stade de l'évolution de la plantule de *Cuphœa platycentra*, nous avons observé du liber interne dans la racine et son absence dans l'hypocotyle. Il existe mainte-

nant un certain nombre de plantes ayant du liber interne dans la tige, et n'en ayant pas par contre dans la racine ou dans l'hypocotyle Telles sont 2 Composées liguliflores que nous avons étudiées *Lactuca sativa* et *Scorzonera* sp. Vuillemin (47) a signalé la présence de liber anormal dans la tige de ces Composées, et cependant, nous n'en avons trouvé nulle part dans la plantule. Nous avons poussé les germinations jusqu'aux premières feuilles, supposant que le développement du tissu secondaire aurait entraîné la formation du liber interne : nous n'en avons pas trouvé davantage. Il en a été de même pour une Apocynée que nous avons étudiée : *Vinca rosea* ; Lamounette a d'ailleurs déjà noté le fait. Cependant Van Tieghem a trouvé du liber interne dans les grosses racines ; il est donc sans doute nécessaire d'attendre l'âge adulte de toutes ces plantes pour en observer. Nous notons simplement qu'une plante peut parfaitement avoir du liber interne dans la tige et ne pas en posséder dans la racine et dans l'hypocotyle du moins dans son jeune âge.

Conclusions.— a) *Notions sur l'hypocotyle en général*
b) *Nature du liber interne dans la plantule.*

*a*) N'ayant encore étudié l'hypocotyle que sous un point de vue très restreint, il serait très prématuré de notre part de vouloir en parler de manière générale. Les auteurs se livrent d'ailleurs sur cet organe à une controverse âpre, ardente, à laquelle nous ne voulons pas participer ; et nous nous bornons ici à exprimer ce qui est notre conviction basée sur les quelques observations faites au cours de nos recherches et aussi sur les notions les plus classiques.

C'est essentiellement une région de raccord entre la tige et la racine ; ce raccord s'effectue par un nombre variable de vaisseaux établissant l'anastomose entre les deux structures. Il y a non seulement raccord des vaisseaux, mais aussi raccord de la moelle de la tige au tissu occupant l'axe du

cylindre central radiculaire : ce dernier pouvant donner du bois ou du liber interne, lequel devient toujours périphérique au fur et à mesure que se forme la moelle. Il y a dans la vie de l'hypocotyle 2 phases distinctes : l'une primaire, où le raccord s'effectue par un petit nombre de vaisseaux ; l'autre secondaire, où le raccord s'effectue par un tissu cambial entraînant la résorption des vaisseaux procambiaux de la première phase, fait que nous avons déjà observé dans la tige. A ce moment l'hypocotyle perd beaucoup de son individualité première. On peut distinguer une partie apicale ou épicotylée, où l'anneau vasculaire est interrompu dans le plan cotylédonaire, et une partie proximale ou radiculaire, où le cambium a moins d'importance et où les faisceaux radiculaires apparaissent dans les plans cotylédonaires.

*b*) Le liber interne au point de vue de sa distribution est fonction de la nature même de l'hypocotyle. Nous ne l'avons observé qu'une fois dans la racine (*Cuphœa platycentra*) ; dans l'hypocotyle, nous distinguons :

1° Son apparition au sommet de l'hypocotyle : (*Convolvulus tricolor*, *Solanum seathefolium*, *Asclepias curassavica*, *Oenothera americana*, *Ipomea volubilis*). Il est alors toujours en dedans des traces foliaires ou cotylédonaires et périphérique à la moelle.

2° Son apparition à la base de l'hypocotyle : *Solanum ovigerum*, *Physalis pubescens*, *Atropa Belladona*, *Nolana atriplicifoliata*, *Cucurbita pepo*, *Cucumis melo*. Si la racine est du type 4, le liber interne est périphérique ; si elle est du type 2, il est axial, mais devient périphérique dans la région de l'épicotyle : cela est lié à la formation de la moelle comme un effet à sa cause.

D'un autre point de vue, que ce soit par suite du fonctionnement d'une fausse assise génératrice comme dans *Convolvulus*, ou l'accolement fréquent des cellules libériennes avec le bois, le liber interne se comporte ainsi toujours comme faisant partie du faisceau.

Il apparaît après le liber externe dans une région de la plantule qui peut être localisée aux abords du sommet de l'hypocotyle et de la base des cotylédons. Il évolue très rapidement, et, dans certains cas, il devient plus abondant que le liber externe. Il se différencie de bas en haut dans la feuille cotylédonaire ; ce qui fait que certains cotylédons sont dépourvus de liber interne sur les 2/3 du parcours de la nervure médiane. Il atteint dans d'autres le sommet de cette nervure et existe même parfois dans les nervures secondaires (*Solanum ovigerum*) ; il disparaît toujours avant le liber externe. Dans la partie radiculaire de l'hypocotyle, sa différenciation s'effectue de haut en bas. Le nombre d'éléments libériens internes diminue au fur et à mesure que l'on s'approche de la racine où nous n'avons observé du liber interne que dans un seul exemple étudié.

En se différenciant de haut en bas, le liber interne arrive à occuper une position axiale à la base de l'hypocotyle ; il forme même, comme dans *Solanum ovigerum*, une véritable traînée de cellules libériennes internes allant d'un faisceau libérien externe à l'autre. C'est là le parallèle de ce qui se produit de façon constante pour le bois, au-dessous, un peu avant ou un peu après la disparition du liber interne : l'union en un seul faisceau des deux faisceaux primitifs. Les parenchymes, qui, indifférents d'abord, évoluent dans les 2 sens que nous venons d'indiquer, sont parfaitement homologues ; nous verrons pour quelles raisons dans nos conclusions générales.

## CHAPITRE IV

### QUELQUES EXEMPLES D'ANASTOMOSES ENTRE LIBER INTERNE ET LIBER EXTERNE.

Dans la première partie de ce travail, nous avons fait allusion à la théorie du recouvrement par laquelle Col en particulier a voulu expliquer la formation du liber interne ; nous avons montré qu'il n'en était rien,et que nous devions

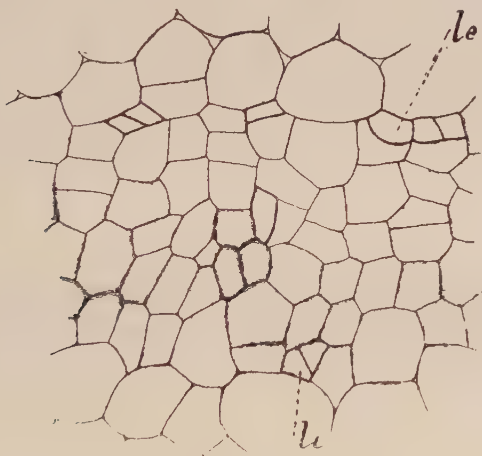



Fig. 39. — *Fuchsia coccinea.* Liber interligneux médian lié au liber externe : *le* (stade intermédiaire).

considérer des recouvrements comme ceux de la nervure médiane de la feuille de *Vinca major* comme une simple anastomose entre liber interne et externe.

Tout au long de cette étude, nous avons eu l'occasion de faire quelques observations analogues, surtout dans les

plantules. Dans la tige elle-même, nous n'en avons fait qu'une seule, en réalité peu caractéristique car l'îlot libérien que nous représentons fig. 39 se relie au liber externe *le* et bien qu'il arrive très près du liber interne *li*, il n'y a jamais fusion des 2 éléments. En somme, dans le cas présent qui se rapporte à la tige de *Fuchsia coccinea*, il y a possibilité d'existence d'un liber interligneux aux dépens du liber externe. Enfin il faut noter la direction des cloisonnements des cellules qui laisse supposer une scission prochaine de l'anneau vasculaire en vue de la formation d'un faisceau pétiolaire.

Mais dans le pédoncule floral de ce même *Fuchsia coccinea*, on observe des anastomoses très nettes et s'effectuant d'une manière différente que dans la feuille de *Vinca major*. Il y avait alors toute une série d'éléments intermédiaires allant du liber interne au liber externe : il y a maintenant liaison brusque des 2 tissus par une ou plusieurs cellules libériennes qui sur la coupe transversale sont visibles en longueur. C'est un véritable canal libérien analogue à celui que nous avons représenté (fig. 40) pour *Physalis pubescens*. C'est à la faveur de la formation des différents faisceaux qui se rendent dans les pièces florales que nous observons ces anastomoses. Il y a communication non seulement d'un îlot libérien interne avec un élément libérien externe d'un faisceau, mais aussi parfois avec celui d'un faisceau voisin. Les 2 canaux libériens ne sont alors séparés que par de grandes cellules analogues à celles qui constituent un endoderme. Ces canaux, dans leur partie externe, sont séparés du bois par l'assise génératrice libéro-ligneuse et dans sa partie interne par les éléments qui partout ailleurs séparent le liber interne du bois.

Dans les plantules, il y a possibilité plus grande d'anastomose, pour la simple raison que les grandes variations de structure de l'hypocotyle, en rapprochant fréquemment liber interne et externe, facilitent les communications entre les deux tissus.

Dans le pétiole cotylédonaire de *Ipomea volubilis*, peu avant qu'il soit complètement séparé de la jeune tige, on voit le liber interne intéressant tout un côté du faisceau émigrer rapidement vers la partie axiale, s'y concentrer et de là passer brusquement dans l'intervalle compris entre le pôle ligneux et les vaisseaux latéraux, pour se fusionner en définitive avec le liber externe. Nous avons représenté (fig. 21) un stade intermédiaire de ce passage. Le liber interne *li*, est à mi-parcours en quelque sorte. Il est curieux de constater que ce raccord n'intéresse que le liber interne d'un côté du faisceau seulement ; l'autre en est encore pourvu, et il est fort probable que ses éléments finissent en aveugle. Comme toujours, cette anastomose n'indique nullement que le liber interne se forme aux dépens du liber externe. Et d'ailleurs, le fait ne s'observe pas de façon constante.

C'est surtout dans la famille des Solanées que nous avons observé des communications analogues à celles que nous venons de décrire. Sur 4 exemples étudiés, 3 ont présenté ces anastomoses: *Solanum ovigerum, Atropa Belladona, Physalis pubescens.*

Soit une coupe passant à la base de l'hypocotyle de *Solanum ovigerum*, un peu au-dessus du niveau où apparaît le liber interne. Le nombre d'éléments libériens correspond environ à celui que nous avons représenté fig. 24. En faisant varier le point du microscope, nous voyons un faisceau libérien comme $li_1$ donner naissance à 2 autres, dont l'un se fusionne avec le liber externe *le*, tandis que l'autre pénètre plus profondément dans le parenchyme central. Ceci montre bien que c'est là une anastomose d'ordre secondaire ; cependant, si nous observons une plantule plus jeune, nous voyons que le faisceau libérien groupe d'une façon homogène liber interne et liber externe: le liber interne devient alors progressivement externe : c'est une anastomose qui marque la disparition du liber interne. Dans une plantule plus jeune, le liber interne s'observe seulement dans la partie supérieure

de l'hypocotyle. Il y a également anastomose pour *li* (fig. 24).

Enfin il y a irrégularité dans le phénomène, car après ces communications on peut encore observer du liber interne (fig. 23). Il persiste encore, alors que les faisceaux de bois sont réunis au centre ; il tend alors à devenir externe, mais nous n'avons pas observé d'anastomose pour cet élément. Ceci n'est visible que dans une plantule âgée et semble être en rapport avec la marche basipète de la différenciation dans cette partie de la plantule.

Dans la Belladone, il y a des faits assez différents. Il apparaît en effet que le liber externe n'a aucune relation avec le liber interne. C'est ce dernier qui se comporte de façon très curieuse, vis-à-vis des faisceaux de bois. On le voit en effet pénétrer à un certain niveau proche des cotylédons entre 2 vaisseaux ligneux, et allant même prendre une position qui serait externe si nous nous bornions à observer une plantule assez jeune, mais qui est tout simplement interligneuse, dans une plantule plus âgée. Le liber interne gravite en quelque sorte autour du bois du moins pour ses éléments périphériques ; rappelons d'autre part que cette région est formée d'éléments très actifs avant la différenciation du liber interne.

Dans l'Alkékenge, nous avons observé une anastomose sous la forme d'un canal libérien (*cl* fig. 40), unissant le liber interne *li* au liber externe *le* de la même façon que dans *Fuchsia coccinea* ; tout le tissu secondaire en formation est traversé par la cellule de raccord, et on peut noter l'interruption brusque de ce tissu. Cette communication s'effectue dans une trace foliaire. Elle peut également s'effectuer et cela dans le même échantillon, par des éléments intermédiaires analogues à ceux que nous avons observés dans *Solanum ovigerum*. Mais ici, c'est au sommet de l'hypocotyle et non pas à la base.

Une anastomose typique rappelant tout à fait la description qu'avait donnée Gérard à propos de la naissance du

liber interne chez les Solanées, a pu être observée dans la plantule d'*Asclepias curassavica.* Du liber externe au liber interne nous observons des éléments libériens peu nombreux en raison de la faible épaisseur de l'anneau vasculaire ; le liber interne apparaît progressivement aux dépens du liber externe. Mais si nous étudions d'autres échantillons,




Fig. 40. — *Physalis pubescens.* Anastomose, sous la forme d'un canal libérien *cl*, entre liber interne *li* et liber externe *le*.

nous ne retrouvons pas ce phénomène, et surtout un *Asclepias* très jeune ne nous montre pas cette anastomose Nous avons d'ailleurs montré de façon très précise comment apparaît le liber interne dans la plantule d'*Asclepias.* En réalité, ces communications se produisent à un niveau quelconque ; nous en avons observé au sommet de l'hypocotyle de la plantule la plus âgée que nous avons étudiée ; celle qui correspond au deuxième stade nous a permis également d'observer une union du liber externe au liber interne (fig. 32),

Ici il n'y a pas naissance du liber interne mais réellement simple anastomose.

Nous avons déjà décrit une anastomose dans le pétiole cotylédonaire de *Oenothera americana*. Il s'effectue brusquement sous la forme d'un canal libérien comme dans *Fuchsia* ou *Physalis*. Bornons-nous maintenant à constater

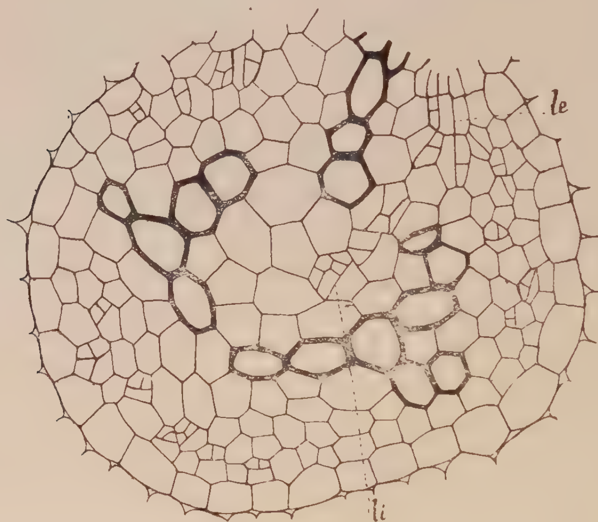



Fig. 41. — *Cuphœa platycentra.* Anastomose à la faveur de la formation d'une racine adventive.

que ce fait est loin d'être général ; nous ne l'avons observé qu'une seule fois. D'autre part en raison de la marche de la différenciation dans le pétiole cotylédonaire, cette anastomose apparaît comme étant d'ordre secondaire et facultative en quelque sorte, bien que nous fassions des réserves sur ce dernier caractère dans le cas présent.

Il ne nous reste plus maintenant qu'à étudier un dernier exemple ; cette fois il intéresse une racine : celle de *Cuphœa phatycentra* (fig. 41). A la faveur d'un départ des fais-

ceaux dans une racine adventive, on voit l'îlot libérien du centre du cylindre central, se mettre en rapport avec d'autres cellules libériennes qui passant entre 2 vaisseaux de bois, vont s'unir avec le liber externe. La figure représente le liber peu avant la réunion. Cela est très net. Dans des échantillons jeunes, des faits analogues s'observent, mais on ne peut considérer cela comme étant à l'origine du liber interne, car il y en a au-dessus et au-dessous de l'anastomose.

En résumé, nous devons conclure qu'il existe entre liber interne et externe des possibilités de communications surtout dans les feuilles, les pièces florales, les pédoncules floraux (au moment de la formation des différents faisceaux des pièces florales) et enfin les plantules. Cela peut se produire brusquement comme dans *Physalis pubescens* par exemple, ou par des éléments intermédiaires en nombre variable suivant l'épaisseur de la zone vasculaire. Enfin, ces anastomoses sont une preuve de plus en faveur du rattachement au faisceau du liber interne.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Tout au long de ce travail, nous nous sommes efforcé de mettre en évidence les rapports que le liber interne avait avec le faisceau ; en particulier, nous avons montré qu'il se différenciait fréquemment dans une cellule accolée au bois primaire. Il perd ultérieurement ce contact par résorption des vaisseaux primitifs, ainsi que nous l'avons observé dans le pétiole de *Fuchsia coccinea* ; mais il peut aussi le garder surtout si c'est au contact d'un vaisseau de bois secondaire qu'il s'est formé (*Convolvolus arvensis*).

D'une façon générale, il se forme entre le liber interne et le bois un tissu intercalaire formé d'éléments secondaires et primaires, ou résultant encore de l'activité d'une fausse assise génératrice qui a contribué à la formation du liber interne. Tout comme le liber externe, le liber interne procède ainsi à la fois d'un procambium et d'un cambium ; il apparaît avant le bois secondaire ou même primaire mais toujours après le liber externe.

Ce même contact entre liber interne et bois, a été retrouvé d'une façon presque constante dans certaines plantules comme *Physalis pubescens, Asclepias curassavica, Solanum ovigerum*, etc. D'autre part, la formation progressive de la moelle dans l'hypocotyle de plantules à racines binaires, entraînant l'émigration à sa périphérie du liber interne qui est axial plus près de la racine, rattache cette formation de façon décisive au faisceau.

Nous avons utilisé également des caractères morpholo-

giques comme les dimensions et la forme des cellules ; ils sont assez aléatoires ; mais il est tout de même curieux de constater que dans un ensemble de cellules conjonctives, formant des méats avec les grandes cellules de la moelle, celles qui sont libériennes sont les seules à ne pas en former. Nous avons observé des faits analogues non seulement dans des tiges comme *Vinca*, *Fuchsia*, *Solanum*, *Convolvulus arvensis*, mais encore dans des plantules comme *Convolvulus tricolor* ou *Oenothera* par exemple. Enfin, dans *Convolvulus tricolor*, lorsque des méats existaient entre cellules libériennes internes, cela était général pour toutes les cellules du parenchyme vasculaire.

En résumé, nous avons opposé dans la plantule le tissu occupant l'axe du cylindre central de la base de l'hypocotyle, à celui qui en occupe le sommet. Nous avons donné pour cela une importance primordiale aux idées classiques dues aux travaux de Hanstein, Flot, sur le rôle et le fonctionnement des initiales de la tige et de la racine. Le tissu du cylindre central de la racine provient de l'activité d'une ou de plusieurs initiales donnant les vaisseaux et le parenchyme ; la moelle de la tige par contre diffère fondamentalement de la zone vasculaire, car elle résulte de l'activité d'une initiale ou d'un groupe distinct d'initiales.

Cette séparation primordiale des tissus n'est pas admise par tous les auteurs ; et c'est surtout depuis ces dernières années que sous l'influence des travaux de Chauveaud, on se mit à nier ce que l'on était habitué à considérer comme des faits bien établis ; allant même plus loin, on déclara que le tissu primaire n'existe que dans la racine et qu'il n'existe pas dans la tige.

Nous n'avons pas étudié la question de façon spéciale ; mais nous croyons que c'est un peu trop simplifier les choses, car les premières trachées (qui sont très caractéristiques du tissu primaire) s'observent nettement. Nous renvoyons, par exemple, aux figures I*a*, II*a* et IV de la

planche V, représentant des traces foliaires de *Vinca major*, où il existe au moins 2 vaisseaux *vv'*, qu'à moins d'opérer de savants détours dans le parenchyme sus-jacent, il est impossible de rattacher aux rangées cambiales, d'ailleurs peu différenciées. Nous renvoyons également à la trace foliaire de *Cuphœa*, où la première trachée est visible, nettement distincte de tout tissu secondaire. L'autre trace par contre présente déjà une assise génératrice, très limitée d'ailleurs ; mais en profondeur, il s'effectue immédiatement un cloisonnement intercalaire et il est fort probable sinon certain que ce dernier aboutit aussi bien à la formation d'une trachée que d'un élément libérien interne. Il y a donc une zone vasculaire qui fonctionne avant le cambium ; on l'a appelé procambium, et nous ne croyons pas qu'il faille renoncer à cette notion.

« La spécificité cellulaire n'existe pas » (1), disent encore ces auteurs. Il est évident qu'au point de vue histologique, il est impossible ou plutôt il a été impossible jusqu'à présent de différencier les cellules dans un méristème et *a fortiori* dans un embryon. Mais dès l'apparition du premier vaisseau, il y a tout de même à ce moment spécificité, pas suffisante évidemment pour que l'on puisse dire que telle cellule donnera à coup sûr du bois ou restera conjonctive, mais suffisante si on veut l'admettre comme une généralité que la structure d'une plante donnée nous oblige à concevoir. La constance relative de cette structure nous amène à penser qu'elle est déterminée par l'activité de certains éléments qui dans le méristème ont déjà un rôle défini ; ils ne diffèrent peut-être pas au point de vue histologique, mais ils diffèrent par les directions de leurs cloisonnements, et sous ce rapport il y a spécificité. La tige ne s'organise pas au hasard, mais suivant un schéma fixe auquel préside l'activité d'initiales différentes suivant les régions que l'on considère.

1. Souèges (49).

Mais nous voici bien loin du liber interne et de sa nature. En exposant ces questions, nous avons eu le seul but de justifier la présence du liber interne dans l'axe du cylindre central à la base de l'hypocotyle de certaines plantules. L'origine commune du tissu axial et des faisceaux est la meilleure explication, croyons-nous, que l'on puisse donner de ce fait, car cela facilite son évolution dans le sens bois et liber pour une raison qui nous est bien entendu absolument inconnue. Il ne nous reste plus maintenant qu'à qualifier le liber interne. Le terme de bicollatéral introduit par de Bary serait tout indiqué, si on ne voulait pas désigner par là une différenciation simultanée des deux libers aux dépens du procambium. Cette simultanéité peut exister, mais en tout cas n'est pas générale. Le terme de périmédullaire au sens où Flot entend ce mot, ne peut se justifier que pour la tige seule à l'exclusion des organes qui en dépendent : fleurs, feuilles, et surtout il est inutilisable pour les plantules.

Nous avons maintes fois utilisé le terme de fasciculaire ; nous l'emploierons d'une façon générale, d'autant plus qu'il s'oppose nettement au terme de médullaire dont on s'est servi parfois. Nous rattachons ainsi le liber interne là où il doit l'être logiquement : au faisceau.

# BIBLIOGRAPHIE


1. Baranetzky. — Recherches sur les faisceaux bicollatéraux (*Annales des Sciences Naturelles*, 7e série, 1900).
2. Bertrand (C.-G.-E.). — La théorie du faisceau (*Archives du Nord de la France*, 1880).
3. Beauvisage. — Sur les fascicules criblés enclavés dans le bois secondaire de la Belladone (*Journal de Botanique*, 1891, page 161).
4. Bary (de). — Vergleichende Anatomie der Vegetations organe der Phanerogamen und Farne (Leipzig, 1877).
5. Bonnier. — Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la tige et la racine (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 781, 1900).
   — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 1276, 1900).
6. Flot. — Sur l'origine commune des tissus dans la tige et la feuille des Phanérogames (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 1319, 1900).
7. Bouygues. — Etudes sur le pétiole (Actes Société Linnéenne de Bordeaux, t. LV, 1900 et 1901).
   — Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones (Thèse Sciences, Paris-1902).
8. Capus. — Anatomie du tissu conducteur (*Ann. des Sciences naturelles* 6e série, t. XII, 1872).
9. Chauveaud. — Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXX, 1895).
   — Sur les conséquences fâcheuses des séparations arbitraires en embryogénie (*Bulletin de la Société Botanique*, t. 72, 5e série, t. I).
   — Le protoxylème centripète est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire (*Bulletin Société Botanique* t. LXX, 4e série, t. XXIII, 1923).
   — Appareil conducteur des plantes vasculaires (*Annales des Sciences naturelles*, 9e série, 1911).
10. Clos. — Du collet dans les plantes (*Annales des Sciences naturelles*, 3e série, t. XIII, 1849).
11. Col. — Relations des faisceaux médullaires avec les faisceaux normaux (*Journal de Botanique*, t. XVI, 1902).

11. Col. — Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones (*Ann. des Sciences naturelles*, 8e série, 1904, 19-20).

12. Dangeard (P. A.). — Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine (*Le Botaniste*, 1re série, 1889).

— Mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 15 octobre 1888).

— Recherches de morphologie et d'anatomie végétales (*Botaniste*, 1re série, 5e fascicule).

13. Gaudichaud. — Organographie végétale (*Annales des Sciences naturelles*, 2e série, t. XV, 1841).

14. Gérard. — Recherches sur le passage de la tige à la racine (*Annales des Sciences naturelles*, 9e série, t. XI, 1881).

15. Grélot. — Sur le système libéro-ligneux floral des gamopétales bi-carpellées (*Annales des Sciences naturelles*, 8e série, 1898).

16. Flahault. — Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, t. III, 1786).

17. Fischer. — Untersuchung über die Siebrœhrensystem bei d. Cucurbitaceen Berlin, 1884).

18. Frémont (Mlle). — Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Oenothéracées (*Journal de Botanique*, 1891, p. 194).

19. Flot. — Recherches sur la zone périmédullaire de la tige (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, t. XVIII, 1893).

20 Hartig. — Wollständige naturgeschichte der forstlichen culturpflanzen (Berlin, 1851).

21. Hanstein — Die Milchsaftgefässe und die verwanden Organe der Rinde (1864)

— De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones (*Annales des Sciences naturelles*, 4e série, t. VIII. 1857).

22. Hérail. — Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones (Thèse Sciences Naturelles. Paris, 1885).

23. Houlbert. — Recherches sur la structure comparée du bois secondaire (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, t. XV, 1893).

24. Hugo Mohl. — Einige Andeutungen über die Organisation der Stammes (Berlin, 1855).

25. Lignier (O.). — De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CVIII, 1888).

— De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames (*Bulletin Société linéenne de Normandie*, février 1889).

26. Lecomte. — Contribution à l'étude du liber chez les Angiospermes (*Annales des Sciences naturelles de Botanique*, 7e série, t. X, 1889).

27. Lamounette. — Recherches sur l'origine morphologique du liber interne (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, 1890-11-12).

28. Leger. — Le tissu criblé (*Annales de la Société linéenne de Normandie*, t. XIX, 1897).

29. Lignier. — Anatomie comparée des Calycanthées, Melastomacées. Myrtacées. (Thèse Paris, 1887).

30. Morot. — Recherches sur le péricycle des Phanérogames (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, t. XX, 1885).
31. Perrot. — Le tissu criblé (Thèse d'Agrégation à l'Ecole de Pharmacie de Paris, 1899).
32. Petersen. — Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel (*Bot. Centralblatt*, t. III, 1882).
33. Petit. — Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie (Thèse Paris, 1887).
— Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames (*Société linéenne de Bordeaux*, 1889, page 11).
34. Rutzou. — Botanik Tidsskrift, 1881.
35. Sanio. — Ueber endogen Gefässbündelbildung (*Botanik Zeitung*, 1865).
36. Schreiber. — *Botanik Zeitung*, 1865.
37. Scott and Brebner. — On internal phloem in the root and stem of Dicotyledones (*Annals of Botany*, 1891).
38. Solereder. — Article sur le liber interne dans Systematiche Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart, 1899).
39. Sam Buchet. — Article sur l'hypocotyle (*Bulletin de la Société botanique*, t. 70 série 4e, 1923).
40. Strasburger. — Ueber deu Bau und die Verrichtungen der Leitungsbalmen in den Pflanzen. Iena, 1891.
41. Trecul. — Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, t. XII, 1881).
— Accroissement des végétaux ligneux (*Annales des Sciences naturelles botanique*, 3e série, t. XIX, p. 65, 1853).
— Recherches sur l'origine des racines (*Annales des Sciences naturelles* 3e série, 1846).
42. Van Treghem. — Sur les tubes criblés extra-libériens et les vaisseaux extra-ligneux (*Journal de Botanique*, t. V, 16 avril 1891, page 122).
— Mémoire sur la racine (*Annales des Sciences naturelles*, 5e série, XIII, 1871).
— Recherches sur l'origine des membres endogènes (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, VIII, 1889).
— Sur la limite de la tige et de la racine dans l'hypocotyle des Phanerogames (*Journal de Botanique*, 1891).
43. Vesque. — Caractères de l'anatomie des feuilles de Gamopétales (*Annales des Sciences naturelles*, 7e série, t. I, 1885).
44. Weiss (J.-E.). — Das Ma kstandigen Gefässbundelsystem in seiner Beziehung zu den Blattspuren (*Bot. Centralblatt*, t. XV, 1883).
45. Douliot. — Sur la croissance terminale de la tige (*Annales des Sciences naturelles*, 1890, 7e série, 11-12).
46. Russow et Janczewski. — Etudes comparées sur les tubes cribreux (Mémoire de la Société des Sciences naturelles de Cherbourg, XXIII 1841).
47. Vuillemin. — Sur la tige des Composées, 1884.
48. Chauveaud. — L'organisation des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Payot, 1921.
49. Souèges. — Note à la Société Botanique. Séance du 12 décembre 1924.

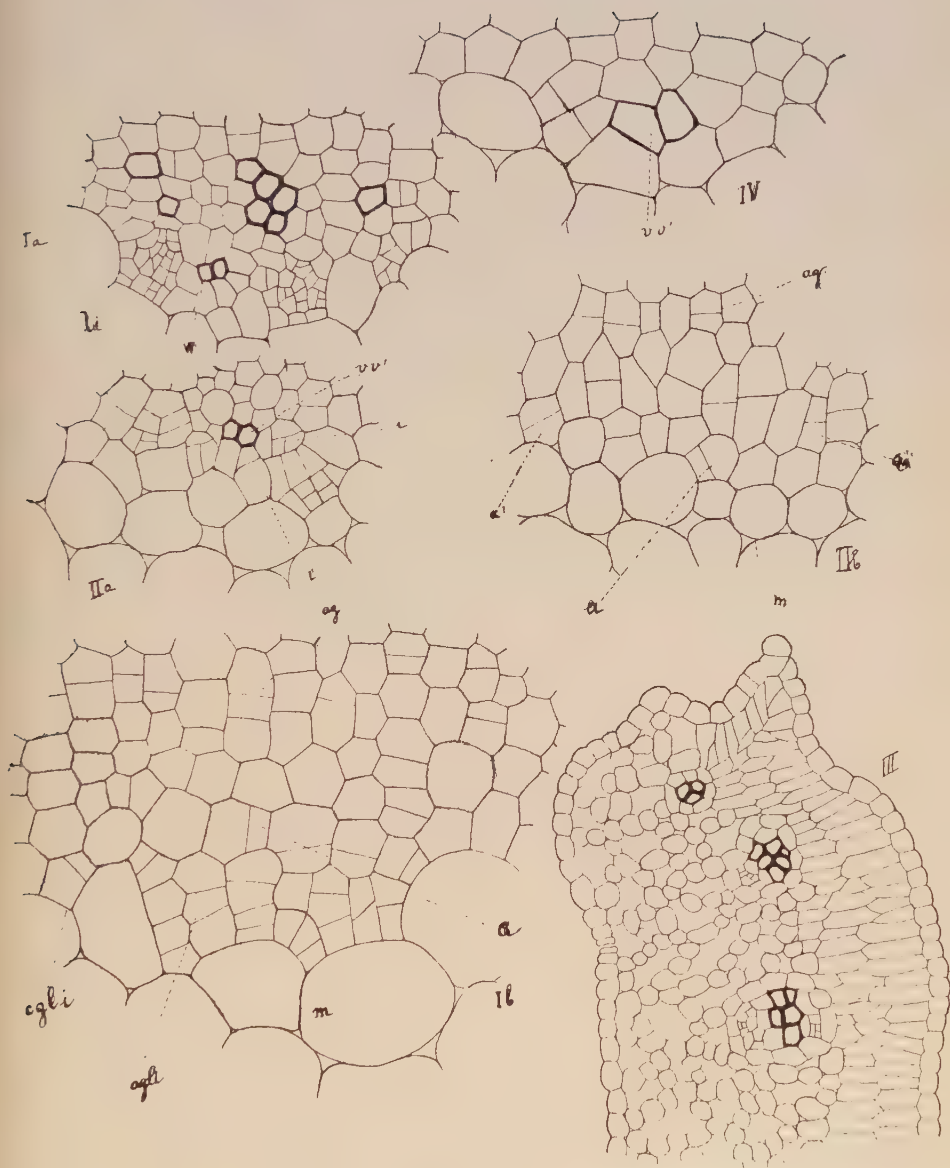
# PLANCHES HORS TEXTE

# PLANCHE V

*Vinca major.*

Fig. IV. — Jeune trace foliaire de *Vinca major* avec début de différenciation de trachées et cloisonnement de deux cellules adjacentes.
Fig. II *b*). — Zone interfoliaire avec liber interne au début de sa différenciation.
Fig. II *a*). — Trace foliaire plus âgée avec liber interne bien différencié.
Fig. I *a*). — Trace plus âgée que la précédente.
Fig. I *b*). — Suite de la différenciation dans la zone interfoliaire avec fausse assise génératrice en dedans du cambium en voie de constitution.
Fig. III. — Feuille de *Vinca major* avec liber interne dans la petite nervure.

*li* = liber interne.
*ii'* = éléments libériens internes.
*vv'* = premières trachées.
*cgli* = cellules génératrices de liber interne.
*agli* = assise génératrice pour liber interne.
*a,a',a''* = différents aspects morphologiques de cellules cloisonnées dans une zone interfoliaire.
*m* = moelle.

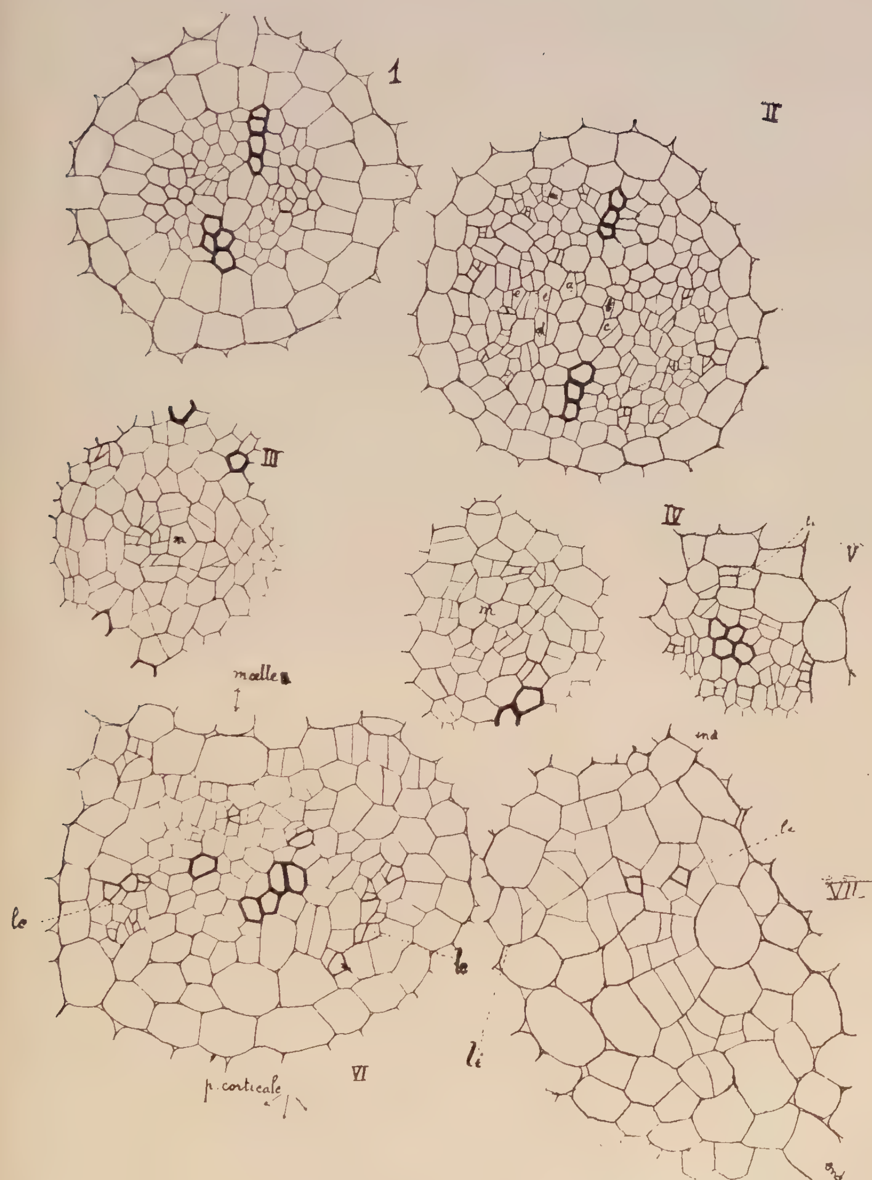



*Vinca major.*

# PLANCHE VI

*Nolana atriplicifoliata*

Fig. I. — Racine de *Nolana*.
Fig. II. — Hypotocyle avec activité des cellules du centre du cylindre central.
Fig. III. — Groupement des cellules libériennes autour de la cellule *m*, première indication de la moelle.
Fig. IV. — Individualisation de la moelle.
Fig. V. — Nervure médiane de la feuille cotylédonaire d'un jeune *Nolana* avec division cellulaire. *li* = liber interne différencié.
Fig. VI. — Pétiole cotylédonaire au début de sa formation.
Fig. VII. — Trace foliaire entre pétiole cotylédonaire.
*li* = liber interne.
*le* = liber externe.

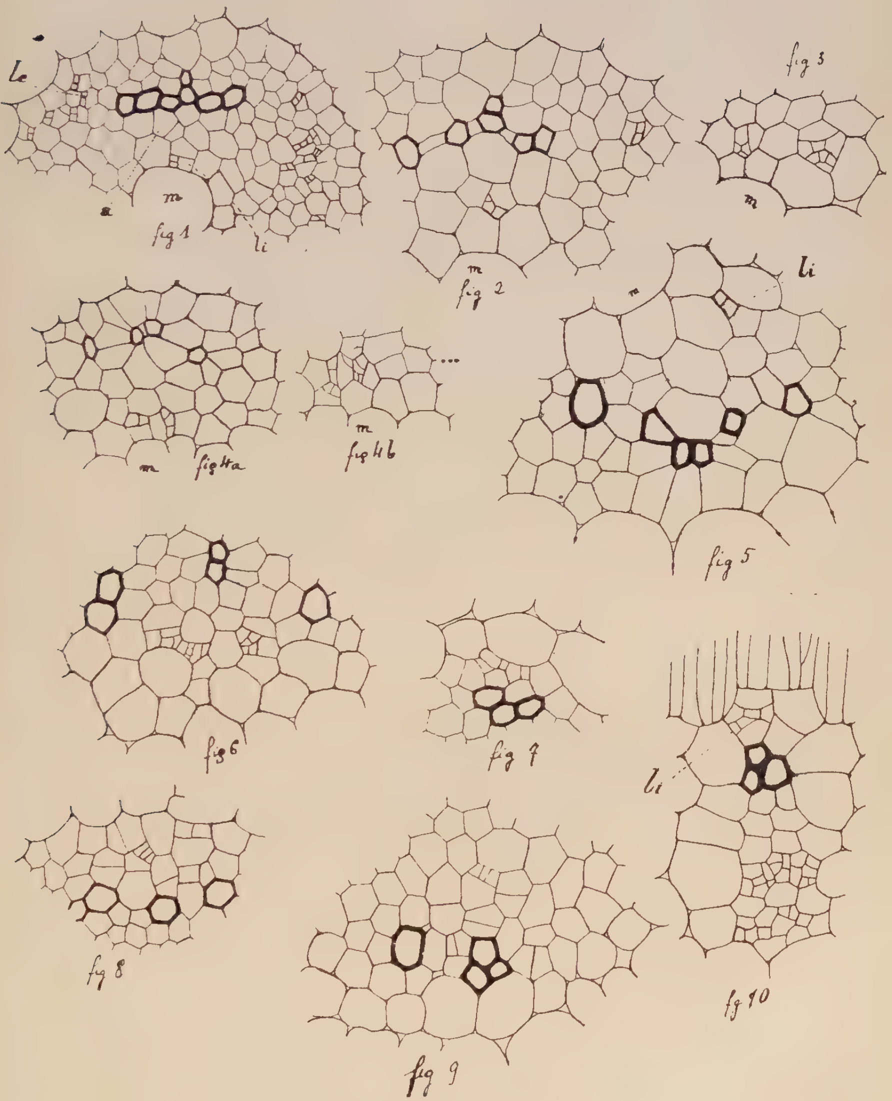



*Nolana atriplicifoliata.*

## PLANCHE VII

*Solanum seathefolium*

Fig. I. — Apparition du liber interne *li* dans l'hypocotyle; *m* = grande cellule médullaire.
Fig. II. — Dissociation du faisceau radiculaire et rapprochement du liber interne du bois.
Fig. III. — Liber interne plus différencié à un niveau supérieur.
Fig. (IV *a* et *b*). — Groupement du liber interne plus ou moins accusé suivant le faisceau que l'on considère.
Fig. V. — Faisceau pétiolaire où le liber interne est moins développé que dans l'autre.
Fig. VI. — Nervure médiane de feuille cotylédonaire avec nombreux éléments libériens.
Fig. VII. — Liber interne à l'extrémité de la nervure médiane; contact avec le bois.
Fig. VIII. — Activité du parenchyme environnant le bois dans jeune pétiole cotylédonaire
Fig. IX. — Liber interne dans jeune hypocotyle au milieu d'un parenchyme très actif.
Fig. X. — *Solanum ovigerum.* Liber interne *li* dans nervure secondaire de la feuille cotylédonaire.




*Solanum seathefolium.*

## PLANCHE VIII

*Œnothera americana*

Fig. I. — Racine d'*Œnothera americana.*

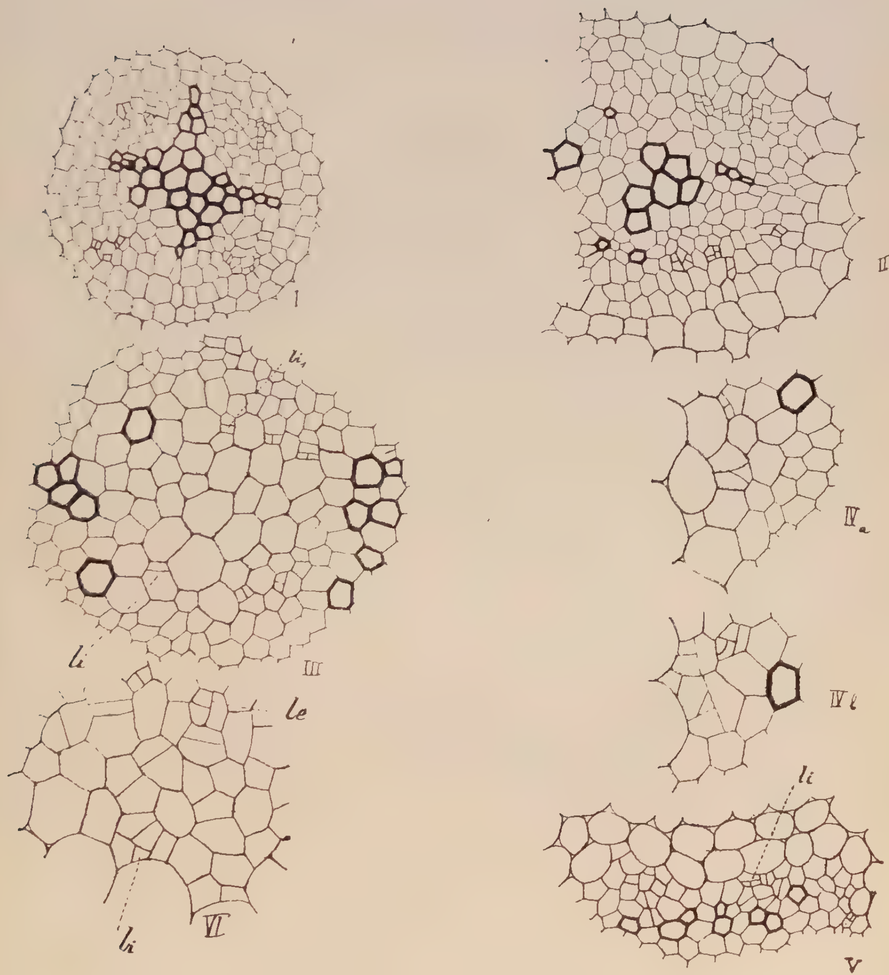
Fig. II. — Disparition de deux faisceaux d'Œnothera ; les vaisseaux de bois se groupent près des deux autres faisceaux.

Fig. III. — Liber interne différencié dans un faisceau et au début de sa différenciation dans l'autre : *li*, $li_1$ = trace libérienne interne de feuille.

Fig. IV (*a* et *b*). — Groupement plus ou moins accusé du liber interne avant le passage dans les cotylédons.

Fig. V. — Pétiole cotylédonaire avec liber interne et grande activité du parenchyme vasculaire.

Fig. VI. — Trace foliaire dans plantule plus âgée avec liber interne et externe bien différenciés, le bois ne l'étant pas. *li* = liber interne, *l e* = liber externe.




*Oenothera americana*

# RECHERCHES SUR LES FORMATIONS CELLULAIRES CONTENUES DANS LE CYTOPLASME DES PÉRONOSPORÉES

par MM. P.-A. DANGEARD et KIN CHOU TSANG.

---

La famille des Péronosporées a donné lieu à d'importants travaux en ce qui concerne la façon dont se comportent les noyaux au moment de la fécondation et le mémoire de Stevens fait autorité à cet égard (1).

Mais le cytoplasme de ces champignons parasites renferme, à côté des noyaux, d'autres éléments dont l'étude a été complètement négligée jusqu'ici et qui appartiennent à deux formations que l'un de nous a désignées sous le nom de *cytome* et de *vacuome* (2).

Le *cytome* existe d'une manière générale dans les cellules de toutes les plantes : il est constitué par des éléments chromatiques, les *cytosomes* désignés aussi sous le nom de chondriosomes qui sont dispersés en plus ou moins grand nombre dans le cytoplasme, en compagnie des plastes : chez les Champignons, ou du moins dans la plupart d'entre eux, les plastes manquent, ce qui simplifie l'étude histologique des tissus mycéliens.

1. STEVENS, *Gametogenesis and Fertilisation in* Albugo (*Bot. Gaz.*, 22, 1901, p. 77).
2. P.-A. DANGEARD, *La nouvelle terminologie des éléments cellulaires* (*Le Botaniste*, 16e série, 1926, p. 16-22).

A. *Les cytosomes dans le mycélium.* — Les diverses espèces de *Cystopus* : *C. candidus, C. Tragopogonis C. Por-*




*pus Tragopogonis.* — Fig. I. — Formation des conidies. — Fig. II. — Germination d'une oospore qui s'est débarrassée de sa coque.

*tulacæ* montrent de nombreux cytosomes dans leurs filaments mycéliens, ils sont sphériques, relativement gros et fortement chromatiques ; si le cytoplasme forme un réseau,

ce qui est le cas ordinaire, ces sphérules sont situées dans les mailles, isolées ou réunies en chaînettes ; quand le cytoplasme est dense, les cytosomes peuvent être rassemblés en amas irréguliers.

Tous ces éléments chromatiques se retrouvent chez les autres Péronosporées, telles que *Plasmopara viticola*, *Bremia Lactucæ* et les espèces du genre *Peronospora*; ils sont en général un peu plus petits, semble-t-il, que dans les *Cystopus*.

La forme sphérique est la forme normale et lorsqu'on encontre des aspects en bâtonnets courts, ceux-ci représentent soit un stade de division, soit une simple déformation ; parfois la chromatine a disparu et des cytosomes il ne reste plus qu'une enveloppe mince limitant la sphère.

B. *Les cytosomes dans la reproduction asexuelle.* — La reproduction asexuelle des Péronosporées se fait au moyen de nombreuses conidies, fournies par des conidiophores en bouquet, émergeant par le stomates à la face inférieure des feuilles (*Plasmopara*, *Peronospora*, *Phytophtora*, etc.), ou produites en chaînettes par des conidiophores courts, serrés les uns contre les autres (*Cystopus*).

Ces conidies renferment de nombreux cytosomes dans un cytoplasme dense creusé de petites vacuoles ; leur forme est toujours sphérique.

Si la conidie est destinée à fournir un filament germinatif, la disposition des cytosomes reste quelconque ; si, au contraire, cette conidie doit former des zoospores, comme chez les *Cystopus*, on observe un groupement très caractéristique des sphérules chromatiques ; les cytosomes se disposent en cercle très régulièrement autour de chaque noyau, au nombre d'une vingtaine ou davantage ; il se produit ainsi une répartition des cytosomes de la conidie entre toutes les zoospores : cette disposition se retrouve dans les zoospores devenues libres et elle ne se modifie guère qu'au moment de leur germination en filament.

*On peut donc affirmer que dans la reproduction asexuelle, les cytosomes sont transmis aux zoospores par le mycélium, au même titre que les noyaux ; leur ensemble constitue, dans chaque zoospore, une forte réserve de chromatine.*

C. *Les cytosomes dans la reproduction sexuelle.* — La reproduction sexuelle des Péronosporées se fait au moyen de renflements ayant la valeur de gamétanges ; le gamétange femelle porte le nom d'oogone et le gamétange mâle est désigné sous le nom d'anthéridie ; cette anthéridie vient s'appliquer sur la paroi de l'oogone et, à un moment donné, elle déverse son contenu à l'intérieur de l'oogone.

Le jeune oogone renferme un cytoplasme à grandes vacuoles arrondies ; les cytosomes y sont très apparents et assez peu nombreux tout d'abord. Plus tard, l'oogone a augmenté considérablement de volume et son cytoplasme est devenu réticulé, à mailles assez larges ; alors que sur une section, le nombre des noyaux est de 20 à 30, celui des cytosomes situés dans les mailles du réseau est de plusieurs centaines.

Lorsque la fixation est bonne, on distingue facilement les cytosomes exclusivement situés dans le cytoplasme et qui ont tous la même grosseur, des corpuscules métachromatiques ou endochromidies existant à l'intérieur des vacuoles ; parmi ces endochromidies, il en est qui dépassent la grosseur des noyaux.

A ce moment, l'anthéridie, plus ou moins renflée, est ordinairement visible sur l'un des côtés de l'oogone, s'appliquant exactement sur la membrane de celui-ci. Dans cette anthéridie, on compte sur une section de 25 à 50 cytosomes ou davantage.

Dans le *Cystopus Portulacæ* que nous avons ici choisi comme exemple, il apparaît dans l'oogone, au contact de l'anthéridie, une sorte de formation chromatique qui a reçu le nom de papille réceptive : c'est à cet endroit que se formera le canal par lequel le contenu de l'anthéridie

passera dans l'oogone pour se mélanger au contenu de l'oosphère.

Dans ce mélange, qui représente l'acte fécondateur, l'anthéridie apporte outre ses noyaux qui se fusionneront par couples avec ceux de l'oosphère la plupart des cytosomes qu'elle contenait.

Il en résulte *que l'œuf qui donnera naissance à de nouvelles générations contient, à côté de très nombreux cytosomes d'origine femelle, un certain* nombre *de cytosomes d'origine mâle.*

Lors de la différenciation de l'oosphère qui précède l'acte fécondateur, on observe un partage des cytosomes de l'oogone entre le périplasme et l'oosplame : dans le périplasme, la structure reste largement réticulaire et les cytosomes, faciles à mettre en évidence, vont y rester apparents très longtemps ; dans la jeune oosphère, au contraire, le cytoplasme s'organise en un très fin réticulum : les cytosomes y sont plus petits que dans le périplasme ; ils ont parfois l'aspect de bâtonnets, ce qui pourrait laisser supposer l'existence d'une division à ce stade : on les distingue parfois très difficilement des précipitations très fines de la métachromatine du vacuome,

L'œuf ne tarde pas à se recouvrir d'une double membrane, endospore incolore et exospore verruqueuse colorée en brun jaunâtre : on retrouve à l'intérieur de cet œuf les nombreux cytosomes vus précédemment ; mais ils sont maintenant dans un cytoplasme dense et mélangés avec de gros corpuscules métachromatiques : ces endochromidies sont produites par la déshydratation qui accompagne la formation de l'œuf ; elles rappellent les grains d'aleurone existant dans les graines chez les Phanérogames ; elles seront, comme les grains d'aleurone, l'origine du système vacuolaire lors de la germination (1).

1. Pierre Dangeard, *Recherches de Biologie cellulaire. Evolution du système vacuolaire chez les végétaux* (*Le Botaniste*, 15e série, juin 1923, p. 1-256).

La germination de l'œuf a été observée dans le *Cystopus Tragopogonis* où il se produit une formation de zoospores ; sauf les dimensions, l'aspect est identique à celui que nous a présenté la germination des conidies : les cytosomes très gros et très chromatiques se grouvent autour de chaque noyau destiné à une zoospore ; pour que cette répartition soit aussi régulière, il faut évidemment que ces éléments jouent un rôle actif et nécessaire dans la cellule.

---

# TABLE DES MATIÈRES

DE LA SÉRIE XVII DU BOTANISTE

## I. MÉMOIRE DE M. KÜHNER



### PREMIÈRE PARTIE

**Notes sur quelques Basidiomycètes n'appartenant pas au groupe des Agaricacés**



### DEUXIÈME PARTIE

**Etude des Agaricacés**

## II MÉMOIRE DE M. MAURICE JEAN

# TABLE ALPHABÉTIQUE

## DES FAMILLES, GENRES ET SYNONYMES

## MÉMOIRE DE M. KÜHNER

7389. Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. 1-27

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES EXOASCÉES

par

Mlle Panca EFTIMIU

---

## INTRODUCTION

Le groupe des Exoascées qui fait l'objet de ce mémoire, représente des champignons parasites aux caractères inférieurs. Nous nous sommes proposé d'aborder la question encore mal connue de la sexualité et de l'évolution nucléaire, c'est-à-dire la manière dont se comporte le noyau cellulaire durant le développement de ces êtres.

Ces parasites sont simples par le fait que leurs organes reproducteurs, les asques, dont la cellule mère est une simple cellule mycélienne, naissent librement sans constituer un appareil différencié. L'étude de la formation des spores, malgré des recherches assez intéressantes, n'a pas dévoilé la vérité sur la valeur de leur organe reproducteur.

Est-ce que cet organe représente les caractères d'un véritable asque ou bien pouvons-nous accepter le résultat proposé récemment par quelques auteurs qui comparent l'asque des Exoascées à un sporange ?

Nous avons essayé d'établir autant que possible la vérité à ce propos et c'est dans ce but que nous avons entrepris cette étude.

En effet, nous avons obtenu des résultats intéressants se rapportant à l'étude si délicate de l'évolution nucléaire

de ces champignons et qui ont été déjà publiés dans des notes préliminaires.

Au cours de ces recherches, outre les phénomènes nucléaires qui se passent dans le thalle et dans l'organe reproducteur pour la formation des spores, après l'acte de la fécondation, nous avons déterminé aussi les rapports intimes qui s'établissent entre le parasite et la plante attaquée.

Nous avons été ainsi amenée à signaler des faits nouveaux touchant les modifications cytologiques des éléments cellulaires.

Nous donnerons tout d'abord quelques détails sur la technique histologique employée et sur la nouvelle terminologie des éléments cellulaires. Puis, après avoir fait l'historique de la cytologie des Exoascées, nous entreprendrons l'exposé de nos observations personnelles ; nous indiquerons, pour chacune des espèces étudiées, les caractères morphologiques et cytologiques du champignon, les phénomènes nucléaires et le mode de réaction des éléments cellulaires à l'infection, comparant ainsi les tissus de la plante hospitalière avant et après l'infection.

Enfin, une dernière partie comprendra les conclusions qu'on peut en tirer.

Avant d'exposer nos résultats, nous tenons à exprimer toute la reconnaissance que nous devons à notre savant et excellent Maître M. le Professeur P.-A. Dangeard, dans le Laboratoire duquel nous avons travaillé à la Sorbonne.

C'est lui qui nous a engagé à entreprendre cette étude et qui nous a aidé de ses conseils pour la mener à bonne fin. Nous lui en garderons une inaltérable et profonde reconnaissance.

M. Foëx et son collaborateur, M. Arnaud nous ont prodigué leurs encouragements et les marques les plus précieuses de leur bienveillance. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de notre gratitude et de notre respectueux attachement.

Nous prions également M. Vladescu, directeur de l'Institut botanique et professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Bucarest, ainsi que M. le professeur Marcel Brandza, de vouloir bien agréer l'expression de notre vive reconnaissance pour le soutien accordé pendant tout le temps de nos recherches. Nous les associons tous les deux dans le même hommage affectueux et reconnaissant.

## QUELQUES MOTS SUR LA NOUVELLE TERMINOLOGIE DES ÉLÉMENTS DU CYTOPLASME

On sait que la cellule végétale se compose d'une masse de matière albuminoïde, le cytoplasme ou le protoplasme, entourée d'une membrane de nature cellulosique et contenant dans son intérieur un noyau généralement arrondi délimité par une membrane fine. Il contient un ou plusieurs nucléoles.

Outre le noyau qui est un élément constant dans la cellule, le cytoplasme renferme dans son intérieur des corps variés présentant une existence constante ou temporaire.

L'étude des organites constitutifs du cytoplasme a fait, dans les derniers temps, des progrès très importants complétant et précisant de nombreux détails qui ont fait longtemps l'objet de diverses controverses.

Aujourd'hui, grâce aux travaux récents publiés sur la structure cellulaire par MM. P.-A. Dangeard, Guillermond, Pierre Dangeard, etc. nous avons des renseignements assez précis sur les corps figurés dans le protoplasme : ils appartiennent à trois formations différentes.

Parmi ces corps on distingue, en effet, d'abord les *plastes* représentés par des éléments plus ou moins nombreux dont la forme ainsi que le volume peuvent varier considérablement.

Les plastes ou plastides, dans leur ensemble, constituent ce que M. Dangeard a désigné sous le nom de *plastidome*

Les plastes qui généralement tapissent les parois cellulaires dans les cellules âgées, réalisent différentes fonctions :

les uns, *les chloroplastes*, colorés en vert par un pigment assimilateur, la chlorophylle, ont la propriété d'absorber les radiations solaires fournissant ainsi l'énergie dont le cytoplasme a besoin pour ses réactions chimiques qui, en majorité, consistent en synthèses qui nécessitent l'absorption d'une certaine quantité de chaleur.

D'autres plastes élaborent dans leur intérieur des grains d'amidon et sont alors appelés des amyloplastes ; il y en a d'autres qui forment des gouttelettes d'huile, *les oléoplastes* et enfin les *chromoplastes* s'imprègnent d'une matière colorante, jaune-rouge ou orangée.

En dehors de ces éléments, il s'en trouve d'autres, *les cytosomes* qui se fixent et se colorent en général comme les plastes, fait qui a donné lieu pendant quelque temps à la confusion de ces deux catégories d'éléments. Aujourd'hui ils sont considérés par nombre d'auteurs comme formant un ensemble qui n'a aucune relation avec les plastes et auquel M. Dangeard a donné le nom de *cytome*.

Les éléments du cytome peuvent être arrondis ou en bâtonnets plus ou moins allongés et même filamenteux ; d'après leur forme, ce sont des *sphérosomes* ou des *mitosomes* (1).

Toutefois certains auteurs continuent d'appliquer le terme de *chondriosomes* ou celui de *mitochondries inactives* aux éléments du cytome, ce qui a l'inconvénient d'assimiler ce corps à des éléments variés et encore mal connus de la cellule animale.

Les cytosomes dont le rôle est encore inconnu doivent être distingués des petites gouttelettes d'huile qui ne présentent que des éléments de sécrétion du protoplasme.

A côté du plastidome et du cytome, la cellule végétale contient de petites cavités ou *vacuoles* qui constituent dans leur

1. Le mot de *microsome* a été employé provisoirement par M. Dangeard avant sa nouvelle terminologie, pour désigner les éléments du sphérome (ensemble des sphérosomes).

ensemble ce que M. Dangeard appelle le *vacuome* : son origine, son évolution et ses propriétés générales sont maintenant établies sur de nombreux documents nouveaux (1).

Les substances contenues dans les vacuoles, telles que : tannins, albuminoïdes, alcaloïdes, pigments anthocyaniques, diastases, acides divers, etc., malgré leur variété, accumulent les colorants vitaux grâce à une substance dissoute dans le suc vacuolaire où elle forme une solution colloïdale nommée par M. Dangeard *métachromatine* ou *chromidium* selon la nouvelle terminologie. Cette substance sous l'action de divers fixateurs se précipite en *corpuscules métachromatiques* ou *endochromidies* de tailles et de formes variées.

La couleur de ces corps varie selon les diverses substances mélangées à la chromatine qui généralement se colore en noir par l'hématoxyline ferrique.

Dans ce cas, la couleur est plus ou moins jaunâtre.

1. Consulter à ce sujet le mémoire suivant : Pierre Dangeard, *Recherches de Biologie cellulaire* (*Le Botaniste*, série XV, 1923, p. 1-239, avec planches en couleur).

# TECHNIQUE

Les échantillons étudiés dans ce mémoire viennent de nombreuses localités ainsi que nous l'indiquerons dans le cours de ce travail. Cependant, nous devons faire remarquer que la plus grande partie de ces matériaux ont été récoltés dans les Hautes-Pyrénées, à Barèges pendant les vacances d'été de l'année scolaire 1925. Quelques espèces nous ont été envoyées ; nous sommes heureuse de témoigner ici notre reconnaissance à toutes les personnes qui ont bien voulu nous fournir des échantillons nécessaires à nos études.

Toutefois, nous avons préféré les matériaux frais que nous avons pu fixer sur place ou aussitôt après la récolte.

## Les fixations.

Nous avons employé pour l'étude cytologique divers fixateurs. Pour l'étude spéciale du noyau nous avons employé le picroformol de Bouin, le liquide de Laguesse et le liquide de Flemming (Fort). Dans quelques cas ces derniers ayant beaucoup noirci les matières grasses et les tannins abondants par l'acide osmique que ces fixateurs contiennent, ont rendu les préparations presque inutilisables. Dans ces cas nous avons employé particulièrement le premier fixateur.

**1° Liquide de Bouin (Picroformol).**

| | |
|---|---|
| **Solution aqueuse saturée d'acide picrique....** | **15 parties** |
| **Formol commercial à 40 0/0.................** | **4 »** |
| **Acide acétique.............................** | **1 partie** |

Ce réactif fixe admirablement les noyaux et rend possible une bonne observation des phénomènes nucléaires ; l'hématoxyline se fixant très bien sur les éléments nucléaires autres que les nucléoles.

Les échantillons fixés peuvent séjourner dans ce mélange pendant quarante-huit heures. Nous lavons ensuite quelques heures à l'eau courante. Pour la fixation du cytoplasme, étant donné qu'un fixateur ne peut pas mettre en évidence tous les éléments cellulaires à la fois, nous avons employé divers réactifs, spécialement le liquide chromo-osmique de Laguesse et le liquide de Regaud.

Le liquide de Laguesse, dont voici la formule, nous a donné des résultats supérieurs à tous les réactifs employés.

2° Acide osmique à 2 0/0.................. 4 cmc.
Acide chronique à 1 0/0.................. 8 cmc.
Acide acétique une goutte.

Il est meilleur non seulement parce qu'il conserve intact le cytoplasme avec ses inclusions, mais parce que grâce à sa base d'acide osmique, il joue le rôle d'un réactif microchimique colorant en brun noir les globules graisseux.

En même temps il est un très bon fixateur du noyau.

Comme pour le picroformol cette fixation demande un séjour de quarante-huit heures à peu près.

Le fixateur de Regaud nous a donné aussi de bons résultats. Ce fixateur consiste en un mélange d'une :

3° Solution aqueuse de bichromate de K à 3 0/0.... 8 parties
Formol commercial à 40 0/0.................. 2 parties

Il est préférable de changer le liquide dès qu'il devient trouble, pendant les cinq ou six jours de fixation. Après cette fixation les matériaux ont séjourné dix jours dans un simple bain de bichromate de K à 3 % (procès de post-chromisation).

Nous avons fait choix du fixateur de Regaud car il nous

a donné de bons résultats en ce qui concerne le vacuome.

Pour le noyau ce fixateur ne rend visible que le nucléole. Parfois les noyaux apparaissent comme des simples taches homogènes.

Outre ces fixateurs, nous avons employé quelques fois d'autres fixateurs appelés encore « fixateurs mitochondriaux » (la solution de Benda, Meves, Altmann, Küll, etc.). mais, nous sommes spécialement bornée à l'emploi des trois fixateurs décrits.

Après la fixation on procède au lavage des échantillons. Ce lavage qui constitue une opération aussi délicate que nécessaire a été parfaitement réalisée dans notre laboratoire par un appareil ingénieusement construit par notre collègue. M. S. Kharbush. Cet appareil permet le lavage à grande eau courante de plusieurs échantillons différents, à la fois. Après une journée de lavage on procède à la déshydratation des matériaux suivant la technique classique qui exige l'emploi de quelques bains d'alcool de divers degrés jusqu'à l'alcool absolu, suivis de deux ou trois bains de xylol. Cette opération achevée on procède à l'inclusion dans la paraffine.

## Les colorations.

Comme coloration spéciale aux fixateurs employés, nous avons adopté particulièrement l'hématoxyline ferrique (Heidenhain) dont voici la formule :

| | |
|---|---|
| Eau distillée | 80 cmc. |
| Alcool à 95° | 10 « |
| Glycérine | 10 « |
| Hématoxyline | 1 gr. |

D'autres méthodes de coloration ont été employées plus rarement par le fait que les colorations obtenues n'ont pas donné la netteté offerte par l'hématoxyline.

Une bonne coloration exige un mordançage de douze heures

au moins (c'est préférable 24 heures) pour se colorer dans la solution d'hématoxyline. Après la coloration qui est généralement forte à cause de la grande électivité du colorant, on procède, sous le microscope, à la différenciation (régression) jusqu'à ce que le cytoplasme et la membrane cellulaire soient à peine colorés pour le cas que nous voulons étudier le noyau et les mitoses ; on pousse moins la régression lorsqu'il s'agit d'une étude spéciale du cytoplasme. Ainsi une préparation bien mise au point et ayant subi une déshydratation complète jusqu'à l'alcool absolu, ainsi qu'un éclaircissement parfait au xylol, est montée dans une solution de baume du Canada.

## Examen vital.

Nos observations n'ont pas porté seulement sur du matériel fixé, mais aussi sur des échantillons frais.

L'examen vital a été fait sur des coupes minces faites à la main et montées directement dans l'eau.

Généralement, nous avons employé des colorants vitaux tels que le rouge neutre et le bleu de crésyl, dans des solutions diluées. Ces colorants surtout le rouge neutre ont donné de très bons résultats concernant les précipitations vacuolaires. Le bleu de méthylène et le violet de gentiane ont été employés également. Nous avons réussi quelquefois à colorer vitalement par le violet dahlia et le vert janus les éléments du cytome. La coloration vitale ou post-vitale de matières grasses a été réalisée soit par l'acide osmique, soit par le bleu d'Indophénol (mélange Nadi) qui consiste en un mélange fait au moment de l'emploi de deux parties égales de deux solutions aqueuses : une solution de chlorhydrate de diaméthylparaphénylène-diamine à 0,5 % ajoutée à une solution de thymol ou d'$\alpha$ naphtol à 5 %.

Enfin, une solution iodo-iodurée de potassium :

| | |
|---|---|
| Eau distillée | 300 gr. |
| Iode crist. | 1 gr. |
| Iodure de K | 2 gr. |

a été employée comme colorant post-vital de l'amidon. Le réactif colore ce dernier en bleu noir tandis que le glycogène prend une coloration brune-rougeâtre.

# PREMIÈRE PARTIE

## ETUDE MORPHOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DES ESPÈCES

### Historique.

La question de la sexualité chez les Exoascées a préoccupé depuis longtemps divers auteurs et quelques travaux intéressants ont été consacrés à ce sujet. Les affinités de cette famille, malgré ces recherches, restent encore assez obscures et leur place par conséquent n'est pas encore bien déterminée dans la systématique des champignons.

Les beaux travaux de Tulasne, Brefeld, Schröter, Rostrup, Cohn, Sadebeck, Giesenhagen, Stewens, etc... ont conduit, en effet, à une description morphologique assez complète des espèces et même à leur classification, celle-ci ayant donné lieu à diverses controverses.

Nous insisterons surtout sur les recherches cytologiques, sur les phénomènes sexuels de ces champignons, afin de nous rendre compte de leurs caractères et manifestations intimes.

Nous passerons rapidement en revue les principaux travaux qui ont été entrepris à ce sujet.

Le plus ancien auteur fut Schmitz qui, en 1879, étudia *Taphrina* (*Exoascus*) *Pruni* ; c'est la formation des ascospores qui a préoccupé ce savant. Il n'a pu observer qu'une

formation progressive des noyaux dans l'asque jusqu'au nombre de huit, autour desquels se différencie le cytoplasme pour former les huit ascospores. A ce stade succède un autre où l'asque est plein d'ascospores, mais l'auteur n'a pas trouvé le mode de cette formation. Sadebeck, dont les travaux sur cette famille sont très intéressants au point de vue biologique et morphologique fut le premier qui, en 1884, observa chez quelques espèces d'Exoascées, *Taphrina Crataegi*, *Taphrina Turgida*, *Exoascus flavus*, des phases karyokinétiques ; mais il n'a signalé aucun détail concernant les chromosomes. De plus, n'ayant pas prévu l'existence d'une fécondation, il n'a pas signalé les cellules ascogènes jeunes avec les deux noyaux, ni vu leur fusion.

L'année suivante en 1885, Fisch, dans un mémoire sur l'*Ascomyces endogenus*, expose quelques phases mitotiques, mais les figures qu'il nous présente sont tout à fait insuffisantes. Il signale d'abord l'apparition, dans le noyau, de quelques corpuscules de diverses dimensions sans insister sur leurs détails et il décrit ensuite les trois mitoses, montrant des gros chromosomes en nombre variable. Quant aux cellules binucléées et à la fusion de leurs noyaux, lui aussi, comme Sadebeck ne prévoyait pas que le noyau de l'asque fût le produit d'une fécondation.

On doit à M. Dangeard la découverte de l'origine du noyau sexuel de l'asque.

Par analogie avec d'autres groupes de champignons qu'il a étudiés, il prévit que l'asque, comme la baside, devaient être le siège d'une fusion entre deux noyaux seulement et non entre plusieurs noyaux comme l'ont affirmé divers auteurs.

En 1894, étudiant l'*Exoascus deformans* il donna des détails sur les noyaux végétatifs, il remarqua la présence de deux noyaux dans les cellules jeunes, il observa leur fusion dans les cellules ascogènes et il vit un seul noyau dans l'asque.

Après la fusion, la cellule est un asque dont le noyau au

moment de la germination subit trois bipartitions successives pour former les noyaux de huit ascospores.

Cependant, ce savant ne nous décrit pas les différentes manifestations karyokinétiques.

Nous arrivons donc avec M. Dangeard à connaître le point le plus important en ce qui concerne l'évolution nucléaire. Dans ces conditions il était donc désirable qu'une étude histologique complète des organes reproducteurs des Exoascées, vînt fournir des résultats intéressants relativement à leurs affinités.

En effet, quelques années plus tard, Ikeno, entreprend une série de recherches sur un.certain nombre d'espèces.

Il commence en 1901 avec *Taphrina Johansonii* où il constate l'existence de deux noyaux dans les cellules ascogènes et il voit même ces noyaux se rapprocher pour subir la fusion dite « fusion dangeardienne ».

Le noyau qui en résulte subit une fragmentation de la substance chromatique « ein Zerklüftung des chromatinkörpers ».

Ces corps, d'après lui, vont servir à la formation des ascospores, c'est-à-dire qu'ils représentent les noyaux des spores. Il croit, cependant, que la substance chromatique est seulement en partie destinée à former les spores, la plupart de celle-ci étant résorbée dans le cytoplasme de l'asque.

Au moment de la germination, le cytoplasme se concentre autour de chacun de ces noyaux pour former les spores. A la suite de cette étude il conclut à l'absence d'une division mitotique et pour ces raisons, il considère les phénomènes comme analogues à ceux qui se passent dans un sporange de Phycomycète. Deux ans plus tard il reprend ce sujet en étudiant *Taphrina Kusanoi*, *T. Cerasi*, *T. Pruni* et *Taphrina deformans*.

Il observe la fusion nucléaire dans toutes ces espèces.

Quant à la division nucléaire, il arrive à des résultats différents. Bien qu'il ait étudié avec beaucoup de soin l'évo-

lution nucléaire chez *Taphrina deformans* et *Taphrina Kusanoi*, il n'a pu mettre en évidence aucune phase mitotique. Il a trouvé un processus irrégulier de division, des fragmentations successives du noyau de l'asque pour distribuer la chromatine aux spores. Par contre, les résultats obtenus par l'étude cytologique de *Taphrina Cerasi*, lui confirment ceux de Sadebeck et Fisch.

En effet, il voit à la suite de la fusion nucléaire, le noyau se diviser indirectement.

A la mitose chaque noyau forme une figure karyokinétique sans fuseau bien caractérisé ni centrosome et en ce qui concerne les chromosomes il ne donne aucun détail. Chez *Taphrina Pruni* l'auteur signale aussi les indices d'une mitose. Des années plus tard, Juel étudia d'une façon plus approfondie la structure et les mitoses des noyaux d'un certain nombre d'espèces. Continuant à deux reprises cette étude il nous a donné d'intéressants détails sur les noyaux et leur division.

Dans un beau mémoire sur les Hémiascées (1921) se rapportant à une dizaine d'espèces, il expose les résultats obtenus que nous tâcherons de résumer brièvement.

Il confirme d'abord l'existence d'une fusion nucléaire pour chaque espèce ; en même temps il observe la disposition des noyaux par couple.

Il a trouvé chez quelques espèces (*Taphrina Cerasi, T. Pruni, T. Rostrupiana*) de vraies figures karyokinétiques, mais ni le fuseau ni les centrosomes ne sont bien définis. Quant aux chromosomes il ne leur attribue pas une grande importance, et, d'après les figures qu'il expose, le nombre de ceux-ci est supérieur à celui que nous avons constaté dans nos observations.

Chez *Taphrina épiphylla* il croit d'après la position des noyaux à l'existence d'un fuseau transversal dans la première mitose. Chez d'autres espèces, il n'a vu aucune trace de mitose.

Pour *Taphrina bullata* il arrive à l'idée que la division doit se passer pendant la nuit.

Etudiant la formation des spores chez *Taphrina aurea*, il aboutit aux mêmes résultats que Ikéno a obtenu pour *Taphrina Johansonii*. Juel croit que dans cette espèce il n'y a que deux noyaux qui forment les spores. De même, pour *Taphrina Carnea* où un seul noyau forme les spores, tandis que les autres, plus petits, dégénèrent.

Les recherches de Juel ont eu pour objet d'établir une affinité entre les trois genres : *Protomyces*, *Taphridium* et *Taphrina* et d'après beaucoup d'observations il tend surtout à rapprocher *Taphrina* de *Taphridium* dont l'organe reproducteur correspond à un sporange.

Il ne semble pas cependant d'après nos observations que cette assimilation soit exacte et les phénomènes histologiques suffisent pour établir que l'organe reproducteur des Exoascées a tous les caractères d'un véritable asque ainsi que nous allons le montrer au cours de ce travail.

En effet, nous avons étendu ces résultats à plusieurs espèces d'Exoascées de telle sorte que nous avons des raisons de croire qu'ils sont probablement communs à toute la famille.

Il faudrait encore citer, si le point biologique devait constituer une partie de ce travail, les récents travaux des auteurs américains se rapportant à la culture de ces champignons, dont les résultats obtenus ne sont pas tout à fait satisfaisants au point de vue de cytologie pure.

## ÉTUDE DES TYPES

### **Exoascus deformans** (Berk) Fuck.

L'*Exoascus deformans* qui produit la maladie connue en France sous le nom de « Cloque du pêcher », Peach Leaf Curl, en Angleterre et Amérique, Kräuselkrankheit en Allemagne, etc., a été signalé pour la première fois en Europe en 1857 par Berkeley qui l'avait décrit sous le nom d'*Ascomyces deformans* (1).

Tulasne en 1866 n'avait reconnu sur les feuilles cloquées du *Persica vulgaris* L. que les appareils de fructification d'un champignon qu'il avait nommé *Taphrina deformans* (2) et dont la description a été donnée dans un mémoire.

Fuckel (1869) décrit l'*Exoascus deformans* (3) forma *Persica* et *Cerasi* produisant les balais de sorcière sur le cerisier tandis que la même espèce a été signalée par Rathay (1880) sous le nom d'*Exoascus Wiesnerii* (4) donnant des balais de sorcière sur *Prunus avium*, *Cerasus* et *Chamaecerasus*.

La distribution géographique de ce champignon est la suivante : en Europe centrale, Italie du nord, Danemark, Angleterre, dans l'Amérique du Sud, au nord et au sud de l'Afrique, en Australie, au Japon, en Chine, etc...

*Caractères extérieurs de la maladie.*

La cloque du pêcher apparaît de bonne heure au printemps : le mycélium du champignon hibernant dans l'écorce

1. *Introd. to Crypt. Bot.*, p. 284.
2. *Ann. Sc. nat.*, 5e sér., t. V.
3. *Symbolae mycologicae*, p. 252.
4 *Osterr. bot. Zgt.*, 1880, nº 7, LXXXIII Bande der Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. I Abthl, Marz Heft 1881.

et le tissu médullaire des jeunes rameaux infecte les feuilles à l'ouverture des bourgeons.

Le champigonn peut attaquer à la fois les feuilles et les rameaux dont la déformation est très visible, tandis que pour les fruits elle l'est moins.

Les feuilles affectées sont déformées, tordues, cloquées ; elles deviennent lisses et luisantes d'abord, teintées de rouge souvent ; elles pâlissent, la couleur verte disparaît ; en même temps les feuilles deviennent cassantes et s'épaississent considérablement.

Au moment de la fructification on voit la surface supérieure de la feuille se couvrir d'un velouté fin qui lui donne l'aspect farineux.

La cloque se rencontre aussi sur les jeunes rameaux sous forme de boursouflures irrégulières, charnues, décolorées.

Les fruits sont atteints aussi et le champignon produit des taches pâles ou vert jaunâtre suivies de l'échaudage précoce des jeunes pêches.

On a attribué longtemps la maladie de la cloque aux piqûres des pucerons. Ces derniers, irritant la feuille, lui causent presque les mêmes déformations, mais l'aspect farineux au moment de la fructification distingue la feuille parasitée de l'autre qui reste toujours sous l'aspect luisant.

Néanmoins, il y avait des auteurs qui pensaient que la feuille cloquée était produite par d'autres causes. En effet, divers auteurs, surtout des horticulteurs, considéraient que les altérations du tissu de la feuille étaient dues aux conditions défavorables de végétation telle que le relèvement de la température après une époque de pluies froides.

Cette croyance allait si loin qu'ils ont ignoré dans les traités de Pathologie (Kuehn et Hallier) la maladie de la cloque du pêcher.

Par contre, la maladie a été déjà signalée, et De Candolle, dans sa *Physiologie végétale* citait avec doute l'opinion des

auteurs qui attribuaient les déformations à d'autres raisons que le parasitisme.

### Étude morphologique du champignon.

Nous avons récolté cette espèce à l'École d'Horticulture de Versailles à la fin d'avril 1925. Les échantillons ont été fixés sur place dans divers fixateurs.

Des coupes tangentielles et transversales permettent de faire une étude assez complète sur l'évolution de ce champignon. Dans le développement du mycélium de ce champignon, Pierce a reconnu trois formes des hyphes : *des hyphes végétatives* qui sont des tubes cloisonnés aux diamètres et ramifications différentes ; *des hyphes distributives* qui sont plus longues, parallèles aux cellules épidermiques et avec un diamètre uniforme et *des hyphes fructifères* ou fertiles, des cellules arrondies qui vont se modifier pour donner naissance aux asques.

En effet, les filaments mycéliens, très abondants dans le tissu interne de la feuille, se montrent simples à leur début et d'un faible diamètre. A mesure qu'ils se développent ils grossissent, en même temps que le thalle devient composé d'articles plus ou moins allongés, irréguliers, arrondis ou cylindriques aux diamètres variables, relativement grands.

Ces filaments rampent dans les espaces intercellulaires sans pénétrer à l'intérieur des cellules. Ils se trouvent appliqués sur les membranes cellulaires de la plante hospitalière.

Le thalle peut se rencontrer soit dans une partie de la feuille, dans la région supérieure et en ce cas il pousse ses ramifications jusqu'aux faisceaux vasculaires, soit dans toute l'épaisseur du tissu et même d'après nos observations atteignant parfois la surface de l'épiderme inférieur. Les filaments mycéliens se ramifient au fur et à mesure de leur progression de façon à accroître la surface d'action du para-

site : en outre, à mesure qu'ils se rapprochent de l'épiderme, ils tendent à constituer un réseau dont les mailles correspondent aux cloisons des cellules épidermiques. Plus tard ces filaments s'enfoncent entre ces cellules et viennent s'installer entre elles et la cuticule constituant ainsi une couche continue des cellules qui se transforment en éléments presque arrondis : ce sont les cellules ascogènes qui vont devenir asques. En somme dans l'évolution de l'*Exoascus deformans* nous avons considéré deux types de tissu mycélien : *a*) le *mycélium végétatif* qui manifeste la tendance à se loger dans la région interne du tissu ayant pour but de se procurer sa nourriture ; *b*) le *mycélium fructifère* ; ce sont les filaments qui se dressent entre les cellules épidermiques pour gagner la surface externe au-dessus de l'épiderme. Les cellules qui les constituent vont soulever la cuticule à un moment donné pour se développer et former l'organe reproducteur, l'asque qui atteint à son maximum de développement une longueur de 25-40 μ sur 8-11 μ de largeur.

## Étude histologique du mycélium.

### a) *Mycélium végétatif.*

*Cytoplasme.* — Les cellules qui composent les filaments mycéliens sont plus ou moins riches en cytoplasme qui est généralement abondant dans les articles terminaux. Au fur et à mesure que le thalle avance en âge, le cytoplasme se réduit à quelques réseaux qui semblent relier les noyaux aux parois cellulaires ; en somme, ces cellules se vacuolisent peu à peu. On trouve même des cellules presque vides sur le trajet mycélien.

Le cytoplasme est imprégné d'un nombre de petites sphérules très régulières et bien colorables par l'hématoxyline. Ce sont les *cytosomes* dont l'ensemble constitue *le cytome* ; ils sont très abondants dans le cytoplasme des articles termi-

naux distribués sur les parois aussi bien qu'au centre de la cellule, et, dans les cellules plus âgées, ils se trouvent sur les parois et les réseaux cytoplasmiques.

Outre les cytosomes on trouve également dans le cytoplasme de petits granules de dimensions différentes les uns




Fig. 1. — 1. Cellules binucléées du mycélium végétatif et 2. cellules ascogènes; on y voit les cytosomes sphériques dans le cytoplasme tandis que dans les vacuoles se trouvent les chromidies de diverses tailles. 3. Spores en bourgeonnement présentant un ou deux noyaux, des endochromidies et des cytosomes.

petits, les autres plus grands et fortement colorés par l'hématoxyline. Observés avec attention on voit que ces granules sont entourés d'une auréole, parfois plusieurs granules sont renfermés dans une même auréole. Ce sont les corpuscules métachromatiques, *les endochromidies* précipités dans de petites vacuoles (fig. 1).

*Noyaux.* — Le nombre des noyaux dans chaque article est généralement de deux ; toutefois il existe des cellules à plusieurs noyaux où le nombre peut atteindre le chiffre de douze ou quatorze. Ces articles plurinucléés subissent des cloisonnements qui ramènent à deux le nombre des noyaux par article (fig. 2).

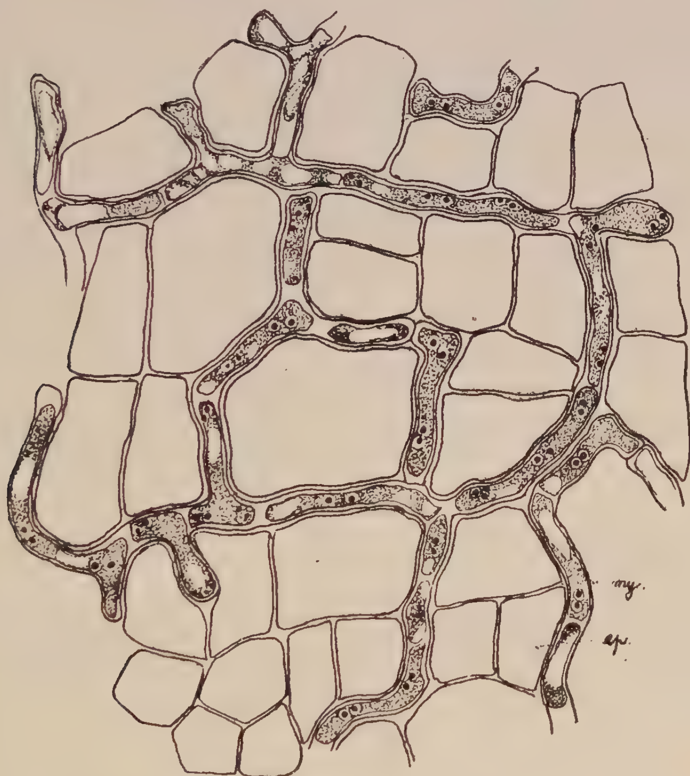



Fig. 2. — Coupe tangentielle dans une feuille cloquée, montrant de longs filaments mycéliens qui cheminent entre les cellules de l'hôte. Sur le traje mycélien on voit des cellules presque vides, les cellules âgées ; des cellules binucléées et des cellules plurinucléées.

Ces noyaux disposés par couples se composent d'un nucléole assez gros, fortement colorable par l'hématoxyline et la safranine et entouré par une membrane fine.

b) *Mycélium fructifère.*

Les filaments mycéliens qui s'étendent à la surface de la feuille entre la cuticule et l'épiderme, sont constitués généralement par des cellules binucléées transformées en éléments arrondis.

La figure 1-2 montre ces cellules binucléées entourées d'autres cellules à un seul noyau beaucoup plus gros et pourvu d'une membrane bien distincte. Ce sont des noyaux fécondés qui montrent une grande affinité pour les réactifs.

Le cytoplasme de ces cellules est très dense et riche en granulations chromatiques. On distingue les cytosomes qui sont disposés généralement sur les parois cellulaires : ils sont uniformes et bien colorés. On observe encore des corpuscules métachromatiques de dimensions variables atteignant parfois la dimension des nucléoles.

*Membrane basilaire.* — A un moment donné, le contenu de l'asque va se ramasser dans les deux tiers de la partie supérieure alors que dans le tiers inférieur reste une cellule presque vide, nommée *cellule basilaire.* A ce moment le cytoplasme de l'asque est très dense et contient un gros noyau. Le sommet de l'asque est alvéolaire et renferme du glycogène. Il existe encore des corpuscules métachromatiques ; quant aux cytosomes ils disparaissent aussitôt que le noyau entre en division.

La cellule basilaire est séparée de l'asque proprement dit par une membrane basilaire dont la formation a été étudiée par divers auteurs. A ce propos Pierce écrit : « The contents of the forming ascus are finaly granular and as the ascus elongates, these contents crowd into the upper portion and a septum is formed between the basal part in such a manner as to cut off the now emptied ascogenous cell as a stalk cell for the ascus. »

La formation de la membrane dans un stade jeune, décrite

par Pierce, est analogue à celle que Sadebeck a donné pour *Taphrina Ulmi* et *Taphrina Tosquinetti*.

Giesenhagen, étudiant cette formation chez *Taphrina deformans* n'arrive pas aux mêmes observations que ces deux auteurs. D'après lui l'apparition de la membrane se fait après la formation des spores tandis que pour les premiers auteurs elle se forme à un stade jeune de l'asque. Ikeno, a suivi aussi ce processus chez *Taphrina deformans* et il a observé que la séparation de la cellule basilaire de l'asque a lieu dans un jeune stade. Il a constaté que dans le cytoplasme de l'asque apparaissent en petit nombre des corpuscules fins bien colorés qui s'assemblent selon un plan transversal dans l'asque. Aux dépens de ces granules doit se former la cloison qui prend l'aspect d'une ligne mince et distincte qui va former la membrane basilaire. Toutefois, dans quelques cas, il croit avoir vu l'apparition de la membrane après la formation des spores. En ce cas, ces observations confirmeraient celles de Giesenhagen.

Ces faits nous ont donc laissé croire que le moment de la formation de la membrane basilaire n'est pas stable. Nous avons suivi avec beaucoup d'intérêt ce processus et nous pouvons affirmer avec certitude d'après plusieurs observations que cette membrane se forme à l'état jeune de l'asque, avant que le noyau entre en division.

Quant à la membrane du champignon, elle est très épaisse et dépourvue de coloration propre. Elle ne se colore pas avec l'hématoxyline et avec la roseazurine elle prend une belle coloration rosée.

En effet, de belles préparations à double coloration, safranine et vert-lumière, nous montrent la membrane des cellules mycéliennes très épaisse et bien colorée par le vert lumière. Dans les colorations à l'hématoxyline cette membrane n'est pas colorable, elle reste incolore comme à l'état naturel. Le cytoplasme de ces cellules est d'un rouge violacé. Nous n'avons pas observé la coloration des cytosomes

dans ces cellules, néanmoins ils sont bien colorés en rouge par la safranine dans les cellules de l'hôte. Quant aux noyaux du champignon ils se colorent d'un beau rouge par la safranine. De même, les nucléoles des noyaux de l'hôte.

## L'ÉVOLUTION NUCLÉAIRE DE L'EXOASCUS DEFORMANS.

L'étude cytologique de l'*Exoascus deformans* nous a donné des résultats satisfaisants. Ayant utilisé du matériel fixé sur place nous avons réussi à obtenir de nombreuses mitoses aussi bien dans l'organe reproducteur que dans le thalle.

Les fixations au Laguesse et au picroformol nous ont donné les meilleurs résultats. Comme coloration nous avons employé de préférence l'hématoxyline ferrique.

*Thalle.* — Le mycélium qui glisse entre les cellules de l'hôte est formé de cellules plus ou moins allongées renfermant d'ordinaire deux noyaux. C'est M. Dangeard qui a montré pour la première fois la disposition par couple de ces noyaux. Ces noyaux sont arrondis et présentent un nucléole assez gros pour la petite taille du noyau. A l'extrémité des filaments se trouvent des cellules jeunes en voie de croissance. C'est dans ces cellules qu'on observe généralement les mitoses. Les figures 1, 2, 3, planche I. A montrent des divisions végétatives dans des articles du thalle possédant un nombre assez grand d'éléments nucléaires. Les noyaux entrent en activité en même temps et leurs mitoses sont simultanées. Le fuseau nucléaire présente un centrosome à chacune des extrémités ; au stade de la plaque équatoriale on ne compte que deux chromosomes : ceux-ci se dédoublent par une scission longitudinale d'une telle manière qu'on peut facilement compter quatre chromosomes. Chaque moitié se rend au voisinage d'un centrosome pour assurer la reconstitution de deux noyaux. Aussitôt plusieurs couples de noyaux formés, des cloisons vont séparer des cellules binucléées.

*Fusion nucléaire.* — Arrivés à la maturité, après que les filaments mycéliens ont gagné la partie supérieure de l'épiderme, ces deux noyaux vont se fusionner pour former le noyau sexuel de l'asque.

M. Dangeard fut le premier qui signala cette fusion dite « fusion dangeardienne » chez cette espèce.

Les détails de cette fusion sont faciles à observer ; les deux noyaux viennent au contact l'un de l'autre, leurs nucléoles sont voisins. La membrane nucléaire disparaît entre les deux noyaux qui se fusionnent intimement (fig. 3). Le



Fig. 3. — Fusion nucléaire.

noyau de fécondation ainsi formé possède donc quatre chromosomes et l'asque représente ainsi un stade *diploïde*.

*Appareil fructifère.* — Le noyau sexuel de l'asque présente une taille environ deux fois plus grande que celle de chacun des noyaux primaires. Il montre à ce moment un gros nucléole, un filament chromatique évident et une membrane nucléaire bien délimitée.

Peu après la fécondation, la cellule-mère perce la cuticule et se développe en une papille, le jeune asque, qui s'allonge perpendiculairement à la surface de la feuille.

Il est très intéressant de noter la présence de deux corps sphériques qui occupent les pôles du noyau : l'un entre la base et le noyau de l'asque et l'autre entre celui-ci et le sommet de l'asque. Nous ne pouvons pas nous prononcer sur la nature de ces organites, vu leur inconstance dans les cellules. Toutefois, nous pouvons dire qu'on observe l'apparition d'un tel corps vers le pôle supérieur du noyau après la fécondation. A un moment donné, à côté de celui-ci se

trouve un autre qui s'éloigne du premier pour occuper le pôle inférieur (fig. 13, 14, 15, pl. A). Lorsque les asques ont atteint une certaine maturité leur noyau va entrer en division.

La figure 4, planche I, A présente un gros noyau au stade du spirème, montrant des filaments chromatiques fins et entortillés qui laissent voir le nucléole. Ces filaments chromatiques finissent par se segmenter ainsi dans la figure 5, planche I nous voyons à la périphérie de la membrane dont le contour est devenu flou, de petites granulations ; le nucléole devenu un peu vacuolaire se trouve à ce moment à la périphérie du noyau d'où il ne tardera pas à être rejeté dans le protoplasme de l'asque.

Peu après nous voyons apparaître un fuseau transversal où les centrosomes sont placés à ses extrémités. A ce moment il n'y a pas de membrane nucléaire visible ni de nucléole. A la plaque équatoriale on ne voit encore sur le fuseau que deux chromosomes comme pour les noyaux végétatifs. Ces deux chromosomes de par leur origine doivent être considérés comme bivalents étant donné qu'ils résultent de l'union de deux noyaux contenant chacun deux chromosomes. On constate donc que le nombre de chromosomes se trouve réduit de moitié (fig. 6, pl. I, A).

Les chromosomes vont s'orienter chacun vers une extrémité pour constituer deux nouveaux noyaux qui commencent à leur tour une nouvelle division. Les deux mitoses qui suivent montrent également deux chromosomes mais plus petits et moins riches en chromatine que ceux du noyau générateur. Ces chromosomes sont parfois si rapprochés l'un de l'autre qu'ils paraissent n'en former qu'un seul.

Dans ces deux divisions successives les fuseaux présentent diverses orientations (fig. 8 et 10, pl. IA).

Les huit noyaux qui en résultent, très petits d'abord, augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Ils vont compléter leurs éléments par la nutrition. Le cyto-

plasme de l'asque va se distribuer autour des noyaux : une membrane va se former ainsi que les huit noyaux deviennent les noyaux de huit ascospores.

Cependant, il y a des cas où le noyau sexuel de l'asque, n'arrive pas à former les huit ascospores et le nombre est limité alors à cinq ou sept spores telle que le montre la figure 4.

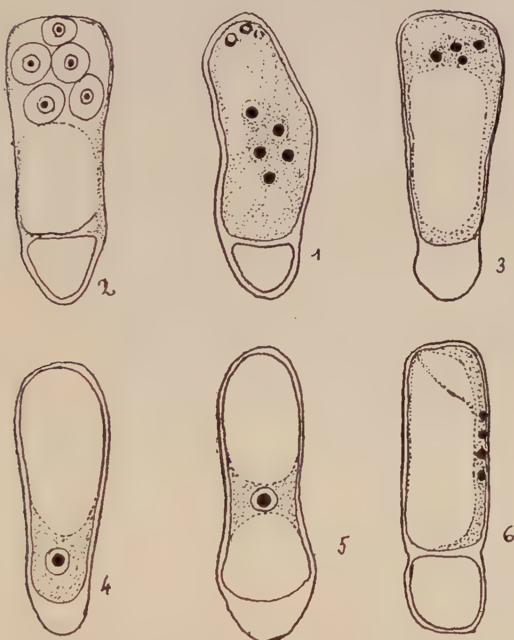



Fig. 4. — 1. Asque avec cinq noyaux au milieu tandis qu'à son sommet on voit les traces de trois noyaux qui vont disparaître. 2. Asque avec cinq spores. 3. Quatre noyaux poussés au sommet de l'asque par la formation d'une grosse vacuole; 4. A cause d'une grosse vacuole le noyau se trouve à la base de l'asque. 5. Deux vacuoles réduisent le contenu de l'asque à une masse médiane qui renferme le noyau. 6. Les noyaux peuvent être rejetés de côté par la vacuole.

Ikeno a trouvé aussi des cas où l'asque renferme cinq spores, parfois quatre ou deux seulement. Ces faits, confirment ceux de Pierce qui a trouvé également dans la même espèce, trois jusqu'à huit spores dans l'asque.

Dans ces cas anormaux qui sont d'ailleurs très rares, il

semble se passer des dégénérescences de noyaux. Dans la figure 4 on voit un asque possédant cinq noyaux complets et encore trois petits noyaux qui perdent peu à peu leur chromatine : en même temps ils présentent la tendance de se grouper à la périphérie où ils ne tarderont pas à être résorbés dans le cytoplasme. La position du noyau dans l'asque n'est pas fixe. Généralement, il occupe le centre, parfois il se trouve dans la partie supérieure où à la base de l'asque. Le noyau subissant la pression des vacuoles qui se forment soit à la base, soit au sommet de l'asque, est poussé par celle-ci. Souvent on constate deux vacuoles en même temps et les asques contiennent alors un cytoplasme médian très dense, renfermant le noyau et à chaque pôle une grosse vacuole.

Dans certains cas à cause de la vacuole qui progresse les noyaux sont répartis dans la couche pariétale (fig. 4).

*Cytologie de l'ascospore.* — Les spores arrondies renferment un cytoplasme dense entouré d'une membrane incolore, épaisse et assez transparente pour permettre de voir le contenu cellulaire.

Au centre de la cellule se trouve un noyau pourvu d'un nucléole très coloré et d'une membrane nucléaire distincte.

Observées dans un état frais, les spores présentent des gouttelettes réfringeantes plus ou moins nombreuses. Après fixation ces corps se colorent fortement par l'hématoxyline. On voit, en observant avec attention que ces corpuscules métachromatiques sont précipités dans de petites vacuoles (fig. 1).

Ikeno a signalé la présence de quelques corpuscules sphériques dans la spore, mais il n'a pas précisé leur nature.

Les spores mesurent 3-5 $\mu$ à peu près : arrivées à leur maturité, elles sont mises en liberté par la formation d'une fente longitudinale au sommet de l'asque. Elles tombent sur les feuilles où elles forment une poussière blanche qui donne l'aspect farineux de la feuille cloquée.

Il se présente des cas où les spores germent à l'intérieur de l'asque : les nouvelles spores ont une taille plus petite et presque ovale.

Lorsqu'on examine les spores, avant ou après la dissémination, on constate que beaucoup d'entre elles possèdent deux noyaux. La division du noyau de la spore semble se faire très rapidement, car le nombre des mitoses rencontré dans les spores est relativement petit, en rapport, avec les nombreuses préparations étudiées.

En effet, la figure 12, planche I A présente le noyau d'une spore montrant un petit corpuscule, le nucléole, à côté d'un fuseau qui porte à son centre une petite masse chromatique représentant les chromosomes.

Quant aux centrosomes, on ne constate qu'un simple renflement, aux deux pôles du fuseau. Parfois nous avons trouvé deux masses chromatiques reliées entre elles par un filament assez visible. Les spores bourgeonnent, donnant naissance à des spores secondaires. Le bourgeonnement se fait de la même manière que chez les levures. Chaque bourgeon reçoit un noyau de la spore-mère de telle sorte qu'une spore nouvelle se forme.

Il est très intéressant à noter que nous avons eu la chance de voir la formation d'un tube germinatif sur la surface supérieure de la feuille. En effet, on constate que tout le protoplasme de la spore, avec les deux noyaux, se déverse dans un bourgeon, qui s'allonge pour se développer en un tube germinatif. Le tube issu de la spore chemine à la surface de l'épiderme : quand ce filament germinatif rencontre un stomate il s'y enfonce pour se développer en un filament mycélien (V. pl. I A).

## Action du parasite sur l'hôte.

### a) *Modifications morphologiques.*

L'hypertrophie de la feuille du pêcher sous l'influence de l'*Exoascus deformans* peut intéresser les cellules épidermiques et parenchymateuses de l'organe ; les filaments mycéliens contournent les faisceaux vasculaires qui semblent à être évités par le parasite ; toutefois, il y a une hypertrophie de cellules qui entourent ces faisceaux.

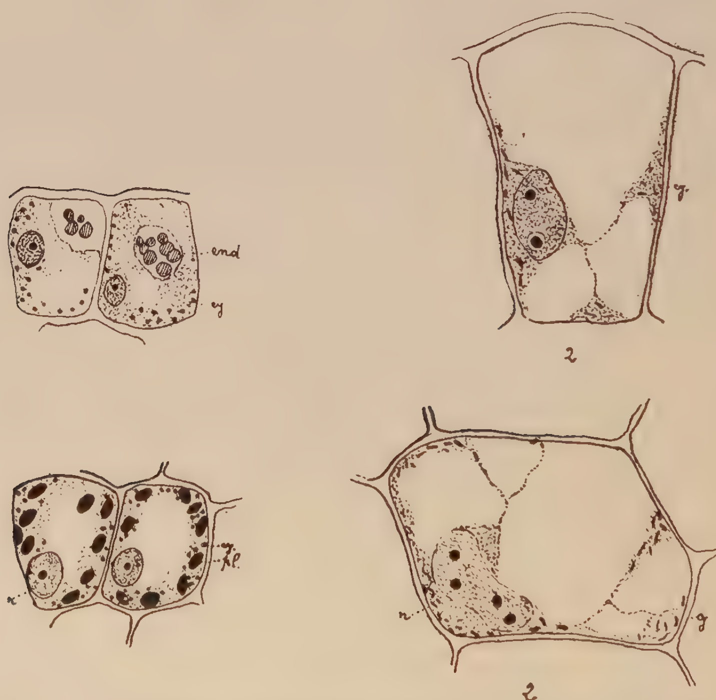


Fig. 5. — 1,1. montrent une cellule épidermique et une cellule palissadique normales ; 2 et 2. montrent les mêmes cellules dont le volume est considérablement augmenté sous l'action parasitaire.

L'épaississement de la feuille cloquée n'est pas dû seule-

ment aux cloisonnements anormaux des cellules mais surtout à leur accroissement. La multiplication des cellules se fait dans toutes les directions. Celles-ci s'allongent beaucoup au sens vertical pour se cloisonner ensuite dans le sens tangentiel, de même que sur cette forte réaction la surface primitivement plane deviendra convexe. La multiplication des cellules ainsi que l'augmentation de leur volume conduit à l'effacement des méats intercellulaires.

Les cellules épidermiques sous l'action du mycélium s'allongent au point de prendre l'aspect de véritables cellules palissadiques. Leur volume dépasse trois ou quatre fois celui de la cellule normale (fig. 5). Les cellules palissadiques s'exagèrent aussi dans leurs caractères normaux. Elles tendent à acquérir les mêmes caractères que les cellules du mésophylle, de telle façon, qu'on ne peut distinguer les deux tissus. Il devient un tissu homogène entre les deux épidermes (fig. 6). C'est le cas où le champignon envahit tout le tissu de la feuille. Lorsque le parasite se localise seulement dans la partie supérieure de la feuille, alors l'attaque sera limitée dans quelques assises du parenchyme supérieur.

Ces transformations dépendent de la rapidité d'action du mycélium. Si le mycélium se développe rapidement, alors les cellules épidermiques externes sont vite épuisées et l'excitation parasitaire aura le plus de répercussion dans les cellules internes de la palissade.

Outre les modifications morphologiques que nous venons de décrire, il en existe d'autres d'ordre histologique et qui intéressent les inclusions cellulaires. En effet, celles-ci subissent sous l'action parasitaire, des modifications cytologiques considérables. Il convient donc de suivre successivement ce que deviennent les cellules les plus voisines de la surface où l'action du parasite se fait ressentir le plus, ensuite les cellules de plus en plus éloignées.

Nous allons maintenant exposer les résultats de nos obser-

vations sur les altérations des éléments constituants de la cellule, en les comparant avec leur état normal dans la feuille saine.

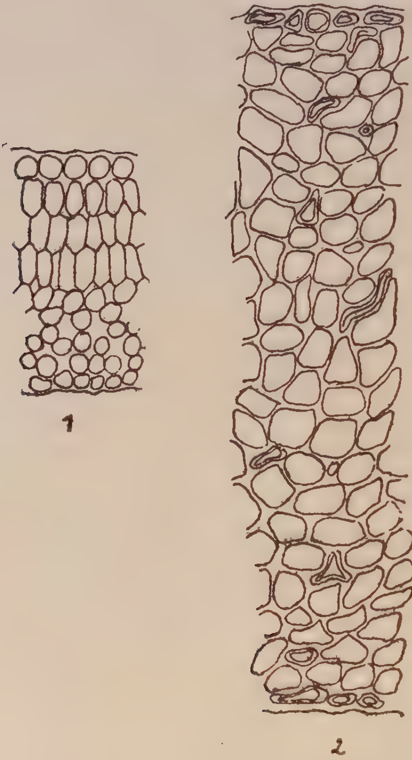



Fig. 6. — 1. Tissu d'une feuille normale. 2. Tissu affecté.

b) *Modifications cytologiques.*

*Noyau.* — Le noyau qui, dans la structure normale, se présente sous une forme sphérique, montre une hypertrophie parfois exagérée dans les cellules épidermiques aussi bien que dans les cellules palissadiques parasitées. Cette hypertrophie est accompagnée d'une augmentation considérable du nucléole en volume et en nombre. Au lieu d'un seul nu-

cléole comme à l'état normal il en possède deux ou trois et parfois une demi-douzaine ; ces noyaux sous l'influence du parasite accumulent donc beaucoup de chromatine nucléolaire. Le contour du noyau devenu plus ou moins irré-




Fig. 7. — Les filaments mycéliens, *my*, cheminent entre les cellules hypertrophiées de l'hôte : cellules avec grosse vacuole centrale, noyaux en division directe. Le cytome n'est pas représenté.

gulier, renferme un nucléoplasme dense et parsemé de granules chromatiques.

Nous avons suivi comment se comportent ces noyaux au cours de la multiplication cellulaire. Dans une note du 7 décembre 1925 (1), nous avons déclaré avoir vu des simples divisions directes de ces noyaux, soit une simple échancrure, soit des étirements (fig. 7).

1. Sur l'Exoascus deformans (Berk) Fuck. C. R. Ac. Sc.

Dans des feuilles très jeunes, en voie d'accroissement, nous avons trouvé outre ces aspects de divisions directes, des véritables mitoses très nombreuses surtout dans la région saine.

L'évolution nucléaire dans ces cellules n'offre rien de particulier. Quand l'attaque est très avancée, on constate une déformation des noyaux, ils deviennent allongés ou prennent la forme d'un croissant. Ces noyaux s'appliquent généralement sur les parois cellulaires ou peuvent se lier avec par des trabécules cytoplasmiques.

*Plastidome.* — Dans les cellules normales de la feuille, le plastidome est représenté par de nombreux chloroplastes qui tapissent les parois des cellules en palissade et les cellules du mésophylle. Ils sont très chromatiques et se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique. Sous l'action du parasite les chloroplastes se *transforment complètement en amyloplastes.* On voit apparaître, à leur intérieur, un nombre variable de sphérules amylacées incolores qui se développent en grains d'amidon ; ceux d'un même chloroplaste donnent ainsi un grain composé où toute trace de substratum chromatique a disparu. La transformation des plastes en amyloplastes et finalement en grains d'amidon peut être observée successivement sur la même préparation en examinant surtout des coupes transversales.

Dans la profondeur du tissu les chloroplastes restent colorés en noir. La transformation débute là où les cellules commencent à subir l'action parasitaire. Dès qu'on s'éloigne un peu de la région affectée, les plastes commencent à montrer des granules incolores, qui gagnent tout le plaste de telle sorte qu'à un moment donné il ne reste qu'une trace chromatique à la périphérie qui finit elle-même par disparaître. Dans ce cas les plastes sont transformés en grains d'amidon qui peuvent être simples ou composés : simples, quand les plastes montrent à leur intérieur une simple sphérule décolorée : composés, quand les plastes montrent plusieurs sphé-

rules. Plus tard les grains d'amidon composés vont se dissocier dans un certain nombre de grains dont quelques-uns ont une taille très petite.

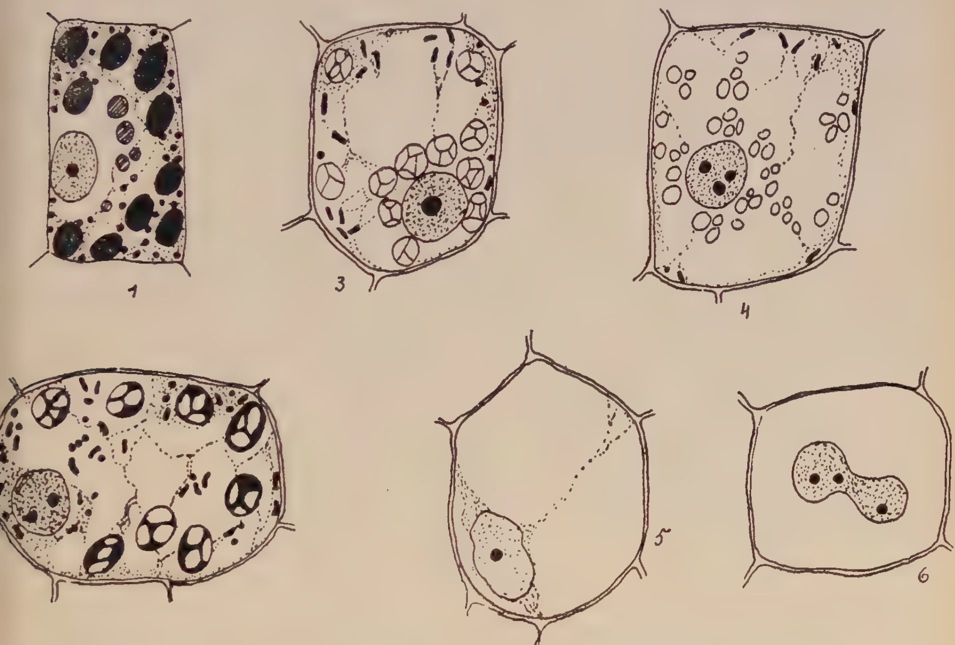


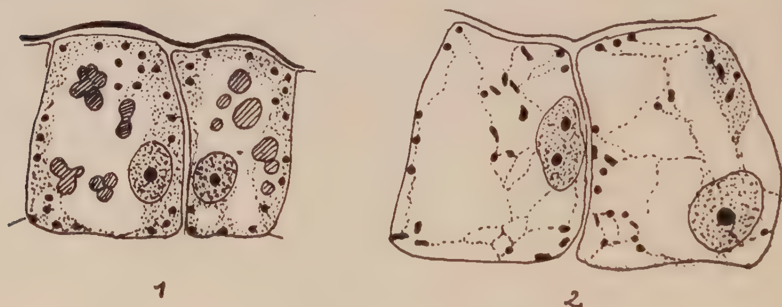

Fig. 8. — La transformation des chloroplastes en amyloplastes a lieu progressivement. 1. Cellule saine, chloroplastes colorés en noir par l'hématoxyline. 2. Début de la transformation en amyloplastes en même temps que les cytosomes se transforment en bâtonnets. 3. Grains composés d'amidon. 4. Grains d'amidon dissociés. 5. Cellule après la disparition de l'amidon. 6. Cellule où le noyau subit un étirement pour se diviser en deux.

Les grains d'amidon sont disposés généralement sur les parois cellulaires : néanmoins, dans beaucoup de cas, ils remplissent le centre de la cellule et montrent la tendance de se grouper autour du noyau. Quand l'attaque est fortement avancée, alors les grains d'amidon vont disparaître probablement à la suite d'une digestion due certainement à l'action du parasite (fig. 8).

L'examen vital du plastidome a été réalisé par une solution iodée qui colore l'amidon en bleu. Quelquefois nous

avons obtenu une teinte rougeâtre ce qui explique une transformation en amidon soluble.

*Cytome.* — Le cytome est constitué par une quantité considérable de petites boules très chromatiques dispersées dans le cytoplasme et surtout sur les parois cellulaires et autour des plastes. Ces éléments représentent *les cytosomes.* Ceux-ci se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique après fixation aux fixateurs cytoplasmiques. Parmi les petits cytosomes sphériques que M. Dangeard a désigné sous le nom de *sphérosomes* on trouve également des formes en bâtonnets, *les mitosomes* ; Les cytosomes sous l'action parasitaire entrent aussi progressivement en dégénéres-




g. 9. — Structure des cellules épidermiques : 1 avant et 2 après l'infection (début de l'infection) ; les cytosomes sphériques au début se transforment progressivement en bâtonnets. Les noyaux s'hypertrophient.

cence : beaucoup de sphérules se sont déformées. On trouve des sphérules qui ont augmenté de grosseur mêlées à un nombre assez grand de cytosomes qui ont pris la forme de petits bacilles (fig. 9). Plus tard ils se transforment en granulations irrégulières, sans signification, sur les trabécules cytoplasmiques ; finalement ils perdent presque leur chromatine et finissent par disparaître.

Dans un milieu isotonique, en un examen vital, les cytosomes sont des éléments très réfringeants et doués de mouvements divers.

*Vacuome.* — La feuille, aux endroits non parasités, pos-

sède dans les cellules épidermiques un chromidium tannifère assez dense qui se précipite sous l'action du fixateur en quelques *endochromidies* de différentes grosseurs ; ces endochromidies se colorent en brun foncé par l'hématoxyline ferrique.

Le chromidium peut précipiter en chromidies d'aspect différent (fig. 10). Parfois, il précipite en grosses chromidies



Fig. 10. — Cellules épidermiques parasitées avec cytosomes et vacuoles où le chromidium se présente sous divers aspects et tailles. *My.* mycélium sous-cuticulaire, *ép.* cellules épidermiques qui ont pris la forme de véritables cellules palissadiques.

de diverses dimensions dont la plupart sont de formes phérique ; souvent il précipite en rosette. Les cellules palissadiques normales, présentent aussi, un chromidium, réduit à quelques chromidies sphériques plus ou moins grosses. Dans les tissus attaqués la quantité de chromidium augmente considérablement dans les cellules épidermiques aussi bien que dans le parenchyme.

Au niveau des cloques, en particulier à la face supérieure, le chromidium tannifère remplit toute la vacuole d'une solution colloïdale brune et dense. L'épiderme est alors entièrement tannifère et le noyau se trouve soit caché par

cette masse sécrétée, soit placé au milieu de la cellule entre deux masses, soit jeté contre les parois cellulaires.

Au-dessous de l'épiderme on observe aussi deux ou trois assises de cellules renfermant des grosses vacuoles remplies de tannin. Examinant le vacuome sur le vivant, déjà, sans aucune coloration, on observe dans le parenchyme, des cellules à grosses vacuoles réfringentes ou parfois colorées en rose. Cette coloration qui produit extérieurement le rougissement de la feuille est due à un pigment anthocyanique.

La coloration vitale du vacuome a été réalisée au moyen du rouge neutre et bleu de crésyl. Mais avec le rouge neutre la réussite est plus aisée. Nous avons employé aussi le bichromate de K à 3 % et nous avons obtenu de très bons résultats pour la localisation du tannin dans les tissus ainsi que dans les cellules. Le colorant montre des masses d'un jaune brun précipitées dans les vacuoles. On constate donc que l'action du parasite ne semble pas entraver la formation du tannin, au contraire il la favorise plutôt.

*Membrane.* — La membrane cellulaire sous l'action du parasite, présente un faible épaississement. On constate que cette membrane acquiert une affinité spéciale pour la safranine. L'hématoxyline la colore en bleu-violet.

## **Exoascus betulae** Fuckel.

Nous avons récolté cette espèce à Barèges (Hautes-Pyrénées) sur les feuilles d'une jeune pousse de bouleau (*Betula alba* L.).

Les feuilles atteintes présentent des taches beaucoup plus pâles que le reste, un peu jaunâtres et montrant les deux faces entièrement blanches et poussiéreuses, par la suite de la présence des asques et des spores.

## Morphologie et histologie du champignon.

La localisation du champignon est entièrement sous-cuticulaire, sans que le mycélium envoie des prolongements entre les cellules épidermiques. C'est entre la cuticule et l'épiderme supérieur que le parasite s'installe de préférence ; néanmoins, la plupart de nos échantillons montrent le développement de celui-ci sur les deux faces de la feuille.

Le thalle se présente sous la forme des filaments mycéliens qui cheminent au-dessus de l'épiderme, dans toutes les directions. Ces filaments, plus ou moins rameux, forment à peu près un réseau qui laisse voir les cellules épidermiques.

Les filaments mycéliens sont cloisonnés : les cloisons séparent des articles plus ou moins longs : chaque article renferme un cytoplasme dense et très riche en granulations chromatiques. On distingue les cytosomes sphériques localisés ordinairement sur les parois cellulaires, alors que dans le centre la cellule est bourrée de globules plus ou moins gros fortement colorés en noir par l'hématoxyline : les globules se trouvent précipités dans des vacuoles ; souvent ces endochromidies sont aussi petites que les cytosomes de sorte que ceux-ci se distinguent très difficilement des précipitations fines de la métachromatine du vacuome. Enfin, le milieu de la cellule est occupé par deux noyaux placés côte à côte. Ils sont formés chacun d'un nucléole très colorable et entouré d'une membrane nucléaire excessivement fine. Dans les cellules ascogènes et dans l'asque on ne voit qu'un seul noyau beaucoup plus gros. Il occupe le centre de l'asque où le protoplasme est très dense, tandis que dans le reste, il s'organise en un très fin réticulum qui porte des cytosomes sphériques et uniformes, localisé surtout sur les parois tandis que les vacuoles montrent des précipitations métachromatiques (fig. 11). Les asques mesurent une longueur de 23-36 $\mu$ et une largeur de 8-11 $\mu$ à peu près.

### Évolution nucléaire.

Jusqu'à l'heure actuelle, nous n'avons pas à notre connaissance, une étude précise, concernant l'évolution nucléaire chez cette espèce. Or, nos recherches, nous ont amené à déceler ce phénomène d'une manière tout à fait satisfaisante.




**Fig. 11. — 1. Structure d'une cellule mycélienne : deux noyaux entourés d'un cytoplasme dense qui montre des cytosomes ; les vacuoles montrent des chromidies précipitées. 2. La même structure dans une cellule ascogène. 3. Le vacuome dans l'asque; 4. Spores avec un noyau et quelques endochromidies.**

En effet, des coupes faites dans du matériel fixé au Laguesse nous ont fourni des images très nettes concernant les différentes phases de la division du noyau de l'asque.

*Mycélium.* — Les cellules mycéliennes sont toujours binucléées ; les deux noyaux entièrement semblables à ceux de l'*Exoascus deformans* se fusionnent de bonne heure en un noyau secondaire de sorte que nous n'avons pu constater aucune mitose dans ces cellules.

Quant à la fusion de ces noyaux, elle se fait de la même manière ; les deux noyaux se rapprochent jusqu'à ce que leurs nucléoles deviennent voisins : leur membrane nucléaire se dissout au contact pour que la fusion ait lieu. Après la

fusion il se forme un noyau beaucoup plus gros et riche en substance chromatique (fig. 1, pl. III A).

*Asques.* — Les phénomènes cytologiques de la formation des spores dans cette espèce sont à peu près les mêmes comme chez l'*Exoascus deformans*, sans qu'il y ait de particularités à signaler.

En somme, le noyau de fécondation s'accroît considérablement au fur et à mesure que la cellule ascogène s'allonge, perce la cuticule pour devenir asque. A ce moment, le noyau montre un gros nucléole situé au centre, un filament chromatique bien coloré et quelques corpuscules chromatiques à la périphérie du noyau (fig. 2, pl. III).

Avant le moment où commence la division nucléaire, l'asque se montre très riche en éléments chromatiques. Par contre, à sa base se sépare une cellule basilaire qui reste presque vide en montrant souvent des précipitations métachromatiques. La division débute par une fragmentation de la substance chromatique (fig. 3, pl. III) en un groupe de granules qui se réunissent ensuite en deux gros chromosomes équatoriaux sur un fuseau qui porte à chaque extrémité un centrosome (fig. 4, pl. II). A ce moment la membrane nucléaire disparaît et le nucléole en fait autant ; cependant on constate que le noyau possède un contour bien limité par le protoplasme dense de l'asque qui donne l'aspect d'une membrane. Le nucléole de son côté est expulsé dans le protoplasme de l'asque pour disparaître complètement à la fin comme nous venons de le dire.

La position du fuseau est toujours transversale et il occupe le centre de l'asque. A l'anaphase, les chromosomes s'orientent vers les centrosomes pour constituer les deux noyaux-fils qui vont se diviser à leur tour. La seconde et la troisième mitose ont lieu sans de longs intervalles et les fuseaux présentent diverses orientations. Dans ces cas, comme pour la première mitose on ne voit à la plaque équatoriale que deux

masses de chromosomes, mais dans les dernières mitoses ils sont plus petits (V. pl. III A).

Après la formation de huit noyaux, le protoplasme de l'asque se concentre autour d'eux et les spores commencent à se former (fig. 12).

*Spores.* — Peu à peu les spores s'arrondissent, prennent un contour régulier. Les spores peuvent atteindre à leur maturité 4 $\mu$; elles sont entourées d'une membrane hyaline et incolore qui délimite le cytoplasme de la spore ; celui-

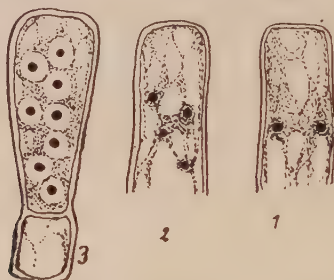



Fig. 12. — Asques : 1, fin de la première mitose ; 2, fin de la seconde mitose; 3. noyaux en formation.

ci creusé par de petites vacuoles qui renferment des corpuscules métachromatiques montre à son centre un noyau à structure normale ; un nucléole bien coloré et un nucléoplasme limité par une membrane bien distincte.

Les spores germent par bourgeonnement à l'intérieur de l'asque. Le noyau de la spore se divise mitotiquement en deux noyaux dont l'un passe dans le bourgeon pour constituer la spore secondaire. Les spores secondaires diffèrent par leur forme un peu allongée des spores-mères dont la forme est plutôt arrondie.

Les figures 8, planche III, A montrent divers stades de divisions nucléaires dans les spores. Les centrosomes sont très nets tandis que les chromosomes sont si rapprochés qu'on ne distingue qu'une seule masse, un petit nucléole accompagne toujours le fuseau. Toutefois, dans bien des

cas nous avons réussi à discerner deux petites masses. De plus, dans cette espèce, plus que dans d'autres, nous avons pu suivre de près la division du noyau de la spore qui débute par une désorganisation de sa substance chromatique. Le nombre de huit spores est général, toutefois, il y a des cas où celui-ci est inférieur à huit et nous avons trouvé des asques à quatre, cinq ou six spores. C'est très probablement que les phénomènes se passent comme dans d'autres espèces, où il y a des dégénérescences de noyaux. Cependant, malgré de nombreuses observations, nous n'avons rien trouvé qui méritât d'être signalé.

## Action du parasite sur l'hôte.

### *Modifications morphologiques et cytologiques.*

Au point de vue morphologique, il est à noter, que la présence du champignon, ne produit d'autre action sur les tissus de l'hôte qu'une hypertrophie des cellules épidermiques et même de cellules qui sont immédiatement au-dessous de celles-ci. A la suite de cette hypertrophie, on observe encore l'effacement des méats intercellulaires de telle sorte qu'il se produit un tissu à peu près homogène.

En même temps, la plante tend à épaissir les membranes de cellules épidermiques et même de celles de l'assise sous-jacente de manière que les cellules plus profondes peuvent conserver assez de vitalité pour réagir d'une façon plus effective.

Mais, si l'action morphologique est assez réduite, il n'en est pas de même pour les inclusions cellulaires.

*Vacuoles.* — Toutes les cellules, qu'elles soient épidermiques ou du tissu chlorophyllien et qui ont subi l'action hypertrophiante du parasite, possèdent des grosses vacuoles dont le contenu d'un jaune brunâtre est tantôt homogène, tantôt granuleux. Souvent, ce contenu est précipité en

endochromidies de divers aspects et tailles différentes : parfois elles sont sphériques et isolées ou réunies en rosette. Ces endochromidies prennent une belle coloration noire par l'hématoxyline ferrique après fixation au Laguesse (fig. 13).

Dans les cellules épidermiques les vacuoles occupent toute la cavité cellulaire de sorte que le noyau est complètement caché ou rejeté de côté. Entre la grande vacuole et la membrane cellulaire il existe une couche cytoplasmique qui renferme quelques cytosomes ; ceux-ci bien qu'ils

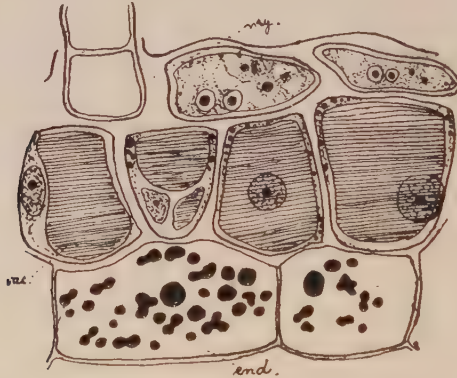


Fig. 13. — Dans les cellules épidermiques le chromidium n'est pas précipité, il laisse voir par transparence le noyau. Les cytosomes souvent gonflés se trouvent à la périphérie. Dans les cellules sous-jacentes le chromidium est précipité le plus souvent en chromidies d'aspect différent, sphérique ou en rosette.

aient gardé leur forme sphérique en général, ont augmenté de volume, ils se sont gonflés ; d'autres, se sont transformés en courts bâtonnets.

Dans beaucoup de cellules, le noyau ainsi que les plastes, subissent une pression à cause de la vacuole qui progresse, de sorte que ces éléments se montrent allongés et collés sur la membrane cellulaire.

Enfin, les cellules qui entourent les cordons libéro-ligneux sont très riches en vacuoles.

Les cellules libériennes se montrent allongées et renferment un cytoplasme qui contient très peu de cytosomes et un noyau très allongé, fusiforme, très souvent ; les précipitations métachromatiques ou endochromidies sont colorées en noir dans ces cellules ; tandis que celles de l'endoderme sont remplies d'une vacuole à contenu jaune, homogène (fig. 14).

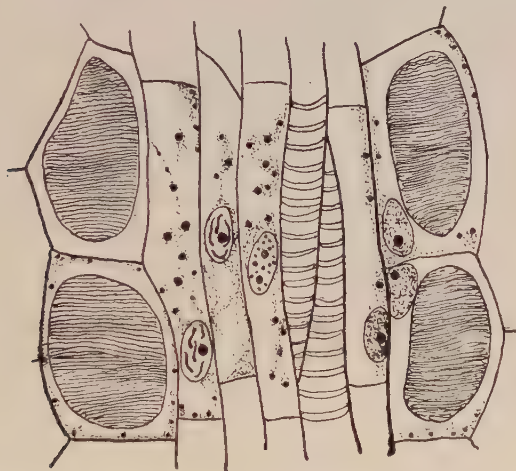


**Fig. 14. — Section longitudinale montrant les cellules de l'endoderme remplies d'une grosse vacuole et quelques cytosomes à la périphérie. Dans les cellules libériennes on voit des cytosomes et des endochromidies dans des petites vacuoles.**

Ces vacuoles existent même dans les feuilles non affectées et même souvent en quantité assez remarquable. En somme, la grande abondance des vacuoles dans les cellules parasitées ne veut pas dire que les cellules saines soient dépourvues de celles-ci. Elles existent comme nous venons de le dire, cependant le parasite favorise sensiblement leur formation.

*Plastes.* — Dans les cellules palissadiques ainsi que dans celles du mésophylle les chloroplastes se trouvent rangés au voisinage de la paroi cellulaire.

Dans les tissus hypertrophiés la disposition des plastes change d'aspect à cause de la grosse vacuole qui se forme ; les plastes s'accumulent très souvent sur un côté de la cellule et en même temps ils se présentent moins colorés (fig. 15).

A côté de ces cellules, il en existe d'autres, qui présentent un cytoplasme réduit à quelques trabécules sur lesquels on




**Fig. 15. — Cellules avec chromidium non précipité, chloroplastes peu chromatiques autour de la vacuole ou autour du noyau et cytosomes sphériques et en bâtonnets.**

voit les cytosomes ; quelques-uns sphériques, d'autres en bâtonnets. Ces éléments ne sont pas très visibles à cause de leur colorabilité réduite dans ces régions, tandis que dans les cellules normales ils sont très chromatiques et situés autour des plastes.

*Noyau.* — L'hypertrophie du noyau n'est pas très accentuée ; il montre la tendance de s'enrichir en chromatine et au lieu d'un seul nucléole il en possède deux ou trois.

## **Taphrina bullata** (Berk et Br.) Ful.

Cette espèce qui produit la cloque du poirier a été récoltée chez Vilmorin à Massy-Verrières, à la fin de juin 1925 sur les feuilles du *Pirus communis* L. Les feuilles parasitées présentent des taches vésiculeuses vertes d'abord et d'un brun noir ensuite. Au moment de la fructification, la face

inférieure devient farineuse par la présence des asques et des spores.

### Morphologie et histologie du champignon.

Ce champignon occupe la surface inférieure de la feuille en se localisant entre l'épiderme et la cuticule de celle-ci. Au début du développement, les filaments cheminent simples ou pourvus de courtes ramifications ; ces ramifications peu nombreuses d'ailleurs, s'accroissent rapidement en augmentant leur diamètre et bientôt se constitue une sorte de réseau au-dessus de l'épiderme.

Les filaments mycéliens se composent de cellules plus ou moins longues et d'un faible diamètre. Peu à peu les cellules deviennent plus courtes et plus larges jusqu'à ce que le mycélium se montre composé de cellules plus ou moins arrondies.

Les cellules mycéliennes contiennent un protoplasme très dense parsemé de cytosomes sphériques et très réguliers ; leur membrane assez épaisse ne se colore pas avec l'hématoxyline. Le nombre des noyaux dans ces cellules peut varier ; dans les cellules très longues, il se trouve plusieurs noyaux disposés par couples ; ceux-ci sont situés soit au centre de la cellule, soit, et c'est le cas le plus fréquent, accolés à la membrane (fig. 16).

Cette disposition multi-nucléaire ne tarde pas à s'effacer et à se réduire à des cellules binucléées par l'apparition des cloisons. Dans les cellules très larges, renflées, on ne trouve qu'un seul noyau beaucoup plus gros ; ces cellules représentent les cellules-mères des asques.

Les cellules ascogènes augmentent de volume, se dressent perpendiculairement à la surface de la feuille en soulevant la cuticule sans la percer. Chacune de ces cellules peut devenir asque. A leur maturité les asques présentent une dimension de 36-40 × 7-9 μ.

Avant la division du noyau de l'asque, on constate que tout le contenu cellulaire se ramasse dans la partie supérieure, laissant à sa base, une cellule basilaire dont le contenu est réduit à quelques trabécules cytoplasmiques.

L'asque contient outre le noyau et les cytosomes, quelques vacuoles qui renferment souvent des endochromidies ;



Fig. 16. — 1. Cellules mycéliennes renfermant plusieurs noyaux. 2, 3, 4. États successifs des asques après les trois bipartitions du noyau. 5. Cellules ascogènes et asques et 6, asques après la formation des spores montrant que la cuticule n'est pas encore percée. 7. Structure ordinaire des spores.

celles-ci sont très peu nombreuses dans les cellules jeunes du mycélium et leur formation semble s'accentuer dans les cellules ascogènes et dans l'asque. Il est intéressant de noter chez cette espèce, que, lorsque plusieurs asques deviennent simultanément mûrs, ils ne percent pas la cuticule pour devenir libres, ils la soulèvent seulement sur une longue étendue ; de plus, le parasite peut parfaitement se reproduire, accomplir son cycle de développement complet, jusqu'à la dissémination des spores, en restant localisé tou-

jours sous la cuticule (fig. 16). On trouve fréquemment des cas où les spores, mises en liberté, germent plusieurs fois, de telle sorte qu'il y aura un amas de spores sous la cuticule. Juel, qui est le seul, à notre connaissance, qui ait donné récemment une description morphologique du champignon croit, d'après cette disposition sous-cuticulaire des asques et des ascospores, que les spores en ce cas, sont dispersées par les animaux et même par la pluie.

## Phénomènes nucléaires.

### *Mycélium.*

Les cellules-mères des asques dérivent chacune d'une cellule mycélienne renfermant d'abord deux noyaux ; ces deux noyaux qui présentent la structure ordinaire, c'est-à-dire un nucléole entouré d'un nucléoplasme et délimité par une membrane nucléaire distincte, se rapprochent pour, se confondre en un seul noyau (fig. 16). Après leur fusion la cellule s'allonge pour devenir asque. Juel a essayé de donner une description relative aux phénomènes nucléaires dans cette espèce, mais, n'ayant trouvé aucun indice à ce propos, il arrive à l'idée que les divisions nucléaires qui aboutissent à la formation des spores, doivent se passer pendant la nuit.

Cependant, nos observations qui ne sont pas tout à fait complètes, étant donné que la plupart de celles-ci ont porté sur du matériel trop âgé où la formation des spores était déjà achevée, nous permettent de donner quelques détails qui pourront être suffisants pour conclure que les phénomènes se passent comme dans d'autres espèces. En effet, nous avons constaté dans les cellules mycéliennes l'existence de figures très nettes rappelant les fuseaux d'une mitose.

La figure 1, planche II, B montre deux cellules mycéliennes

dont l'une à deux noyaux en repos tandis que dans l'autre les deux noyaux forment à la division une figure karyokinétique à deux chromosomes sur un fuseau. Ces chromosomes sont tellement rapprochés que nous n'avons pas pu nous rendre compte si à un moment donné il y avait une scission de ceux-ci ; de plus, le nombre de ces cellules montrant des noyaux en division est très limité. Il faut ajouter encore que les centrosomes sont très visibles dans ces divisions.

Après la division, chaque noyau-fils s'entoure d'une membrane formant ainsi un noyau indépendant ; une cloison apparaît et les quatre noyaux se séparent en cellules binucléées.

Parfois, ces deux noyaux se divisent sans que la bipartition soit suivie de cloisonnement de sorte que la cellule peut avoir quatre ou même un plus grand nombre de noyaux.

*Asques.* — A mesure que les cellules ascogènes gagnent en volume, leur noyau s'accroît aussi ; il possède à ce moment un nucléole très colorable et une membrane assez distincte. Des filaments chromatiques n'ont pas été observés.

Dans le jeune asque le noyau occupe ordinairement la base et il est entouré d'un protoplasme très dense. A mesure que la cellule basilaire commence à se différencier le noyau progresse vers le centre.

Lorsque le noyau atteint une certaine maturité, il entre en division. Les mitoses étant très peu abondantes il ne nous a pas été possible de suivre d'une manière précise les différents stades ; toutefois, quelques figures obtenues nous autorise à constater leur existence.

Sans avoir observé les phases qui précèdent la formation du fuseau, nous avons vu l'apparition de celui-ci, au centre duquel la chromatine se condense en une masse plus ou moins distincte qui laisse toutefois apercevoir qu'elle est constituée de deux gros chromosomes ; en même temps

nous n'avons pu constater avec certitude la présence des centrosomes qui doivent certainement exister.

De plus, le fuseau lui-même est assez rudimentaire et souvent difficile à apercevoir.

L'axe du fuseau est généralement transversal, néanmoins, selon la position de deux noyaux-fils, il peut avoir parfois un sens oblique. Quoi qu'il en soit, à la fin de l'anaphase, les chromosomes doivent se grouper à chaque pôle, où ils constituent les noyaux; ceux-ci, entrent bientôt en division : dans la seconde mitose qui est beaucoup plus nette que la première on distingue assez bien les deux masses des chromosomes au centre du fuseau. En ces cas, comme dans le précédent, la direction des fuseaux peut varier ; ils peuvent être transversaux ou même obliques en sens opposés.

Enfin, dans la troisième mitose observée très rarement, (nous avons trouvé deux cas seulement !) les fuseaux paraissent être entourés d'une zone claire : probablement, à ce stade le cytoplasme de l'asque, très dense autour des noyaux, constitue une sorte de contour (voir pl. II, B).

Bref, à la fin de ces divisions, il se forme dans l'asque huit petits noyaux qui augmentent progressivement de volume ; en même temps le cytoplasme se concentre autour d'eux pour constituer les spores ; celles-ci gagnent peu à peu de volume et cela aux dépens du protoplasme de l'asque (fig. 16).

*Spores.* — La spore arrondie, mesure environ 5 $\mu$ de diamètre ; elle est incolore à membrane épaisse et transparente. Le noyau situé au centre ou à la périphérie est entouré d'un cytoplasme dense creusé de petites vacuoles qui montrent souvent dans leur sein des précipitations métachromatiques.

Il arrive que ces spores germent dans l'asque en émettant tout d'abord un petit bourgeonnement, s'allongeant ensuite en un petit tube qui reçoit à son tour un noyau de la spore-mère. En effet, la spore en repos ne contient qu'un seul noyau, lequel se divise en deux noyaux-fils dans la spore germante : un de ces deux noyaux passe donc dans le bourgeon pour

constituer une nouvelle spore. Quant à la manière dont s'effectue cette division, elle se fait par mitose, tel que la figure 5, planche II B le montre : un fuseau qui laisse assez nettement discerner deux petits chromosomes.

## Action sur l'hote.

### *Actions morphologiques.*

Dans cette espèce comme dans beaucoup d'autres, l'action parasitaire conduit à un développement de cellules épidermiques ainsi que de celles du mésophylle.

Ce cloisonnement peut intéresser dans la plupart des cas, même la partie inférieure de la palissade de telle sorte qu'à la suite de ce phénomène, il se forme un tissu homogène où toute trace de tissu lacuneux a complètement disparu (fig. 17).

De plus, l'effort de la plante consiste à agrandir les cellules du parenchyme lacuneux et l'hypertrophie qui s'y produit conduit à l'effacement des méats intercellulaires. Enfin, les cellules qui entourent les faisceaux libéro-ligneux augmentent elles aussi de volume, tandis que, ceux-ci étant soustraits à l'action du parasite, gardent leur physionomie normale.

Notons que le phénomène du cloisonnement s'effectue généralement dans un sens horizontal, parallèle à l'épiderme ; toutefois il peut dans bien des cas se produire verticalement.

## Modifications histologiques

La région cloquée de la feuille peut continuer quelque temps le cours de son évolution sans paraître trop souffrir ; il s'y produit, cependant, des modifications assez sensibles.

En effet, lorsqu'on examine une coupe transversale dans une région indemne et une autre semblable dans une région

parasitée, on constate une grande différence entre la structure de leurs éléments cellulaires.

On assiste d'abord à une modification des chloroplastes en ce sens que ceux-ci sans suivre l'accroissement de la cellule soit par l'augmentation de leur volume, soit par leur multiplication, entrent au contraire en voie de régression en se réduisant en graines d'amidon.

Les phases successives de cette transformation peuvent être observées très bien sur la même préparation : les chloroplastes colorés en noir par l'hématoxyline dans les cellules indemnes, perdent leur substratum chromatique dans les tissus affectés, c'est-à-dire là où le parasite fait ressentir son action nuisible. Ces plastes montrent un ou deux granules amylacés, incolores et que l'on peut colorer en bleu par la solution iodée. Ces granules gagnent en volume, de sorte que tout le plaste est transformé en amyloplaste qui se dissocie finalement en grains d'amidon. Les grains d'amidon montrent la tendance de se grouper autour du noyau en le masquant plus ou moins ; parfois, l'amidon est amassé en si grande quantité que le noyau reste invisible (fig. 17).

Quant au système vacuolaire il devient de plus en plus manifeste surtout dans l'assise du mésophylle directement affecté, sous forme d'une seule vacuole centrale unique.

Son contenu est précipité soit en endochromidies de diverses formes et dimensions, soit en une masse homogène qui laisse voir le noyau par transparence.

La figure 17 montre des cellules où le chromidium est fortement coloré en noir par l'hématoxyline après fixation au Laguesse tandis que dans les cellules plus profondes, le contenu vacuolaire précipité ou non, présente une teinte jaune plus ou moins claire et non colorable par l'hématoxyline. En somme, il faut noter que les vacuoles dans ce cas sont moins abondantes que dans d'autres espèces.

Le noyau semble poursuivre l'accroissement de la cellule en s'hypertrophiant, en même temps il se montre beaucoup

plus riche en chromatine. Pendant le cloisonnement cellulaire, ce noyau se divise par karyokinèse. La figure 17 montre




Fig. 17. — 1 et 2, aspects des cellules mésophylliennes et palissadiques saines. 3. Cellules parasitées dans lesquelles on voit à la fois : des grains d'amidon simples ou composés, les premiers se trouvent ordinairement autour du noyau ; noyaux en division, cellules à deux noyaux. Cellules riches en endochromidies *end.* et transformation des cytosomes sphériques en courts bâtonnets et vésicules peu chromatiques.

encore quelques cellules à noyaux en mitoses et d'autres cellules à deux noyaux.

Enfin, dans ces cellules le cytoplasme est disposé généralement en trabécules qui portent les cytosomes. Ceux-ci, toujours sphériques dans la cellule saine montrent dans la région parasitée une altération nette ; ils s'allongent en prenant la forme de bâtonnets. Ces bâtonnets sont mélangés à d'autres qui présentent la forme de petites vésicules sphériques, grossissant fréquemment. De temps à autre, ces éléments, se trouvent groupés ou assemblés au centre de la cellule dans un reste de cytoplasme contracté.

## **Exoascus Pruni** Fuckel

Les observations intéressant le développement de ce champignon parasite, ont été faites sur des échantillons récoltés dans le Lot-et-Garonne, sur le prunier (*Prunus domestica* L.) au mois de mai 1926.

Ce parasite attaque les fruits produisant la maladie connue sous le nom de maladie des pochettes ou la lèpre du Prunier, Plum Pockets, Narren oder Taschen, etc...

### Caractères extérieurs de la maladie.

Ce champignon attaque le jeune ovaire produisant l'hypertrophie de celui-ci de telle façon que le fruit se transforme en une sorte de sac creux plus ou moins allongé, à l'intérieur duquel le noyau se trouve avorté.

Ces pochettes se distinguent des fruits sains, d'abord, par leur forme tantôt aplatie, droite, tantôt fusiforme et courbée, ensuite par leur couleur pâle jaunâtre, quelques fois rougeâtre et par leur peau lisse et luisante. Dans des stades plus avancés la surface devenue irrégulière se couvre d'une couche mate, blanche jaunâtre ; ce moment correspond à celui de la fructification du parasite.

Finalement, les fruits prennent une couleur brune, ils moisissent et tombent.

### Morphologie et histologie du thalle.

De Bary a montré que toutes ces déformations sont dues à la présence du parasite en question, dans les tissus du jeune fruit.

En effet, le thalle du champignon se montre formé de filaments mycéliens qui cheminent entre les cellules de l'hôte ; ces filaments sont plus ou moins ramifiés et leur diamètre varie selon l'âge ; à leur début ils montrent un faible diamètre qui s'accroît au fur et à mesure que le parasite évolue.

Les filaments mycéliens sont cloisonnés en articles plus ou moins allongés ; ces cloisons sont plus épaisses que la membrane propre du champignon qui se colore par la roseazurine et le Bleu Coton. Il est facile de suivre la marche du parasite dans les tissus hospitaliers ; on constate tout de suite la tendance très accusée du mycélium de se localiser sous la cuticule.

En effet, celui-ci rampe progressivement vers la partie superficielle, pénètre entre les cellules épidermiques et s'installe entre celles-ci et la cuticule.

Lorsqu'on examine une coupe faite à la surface on voit que les filaments mycéliens cherchant à se nourrir, explorent de grandes surfaces en donnant des ramifications lâches.

Dans une même coupe on distingue des filaments jeunes, cylindriques, à cloisons rares ; plus tard, ces articles allongés se cloisonnent à leur tour donnant des articles courts et renflés. En somme, les filaments sous-cuticulaires sont formés de cellules relativement courtes, pourvues le plus souvent de deux noyaux nucléolés, tandis que les cellules qui composent les filaments du thalle végétatif à l'intérieur du tissu, sont généralement allongées.

Au fur et à mesure que le diamètre du filament augmente,

on constate aussi un épaississement de la membrane ; en même temps les cellules mycéliennes montrent une accumulation de matières de réserve emmagasinées au profit de l'appareil fructifère, de l'asque.

Les asques cylindriques atteignent lorsqu'ils deviennent mûrs 40-55 $\mu \times$ 8-15 $\mu$. Ils montrent à leur base une cellule presque vide, la cellule basilaire qui se différencie dans un stade jeune de l'asque.

Quant à la structure histologique de ces éléments, ils montrent tout d'abord une membrane assez épaisse, colorable

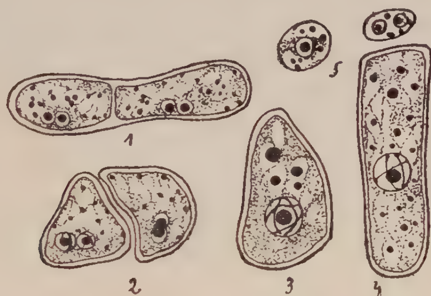



Fig. 18. — 1. Cellule du mycélium végétatif montrant des cytosomes et chromidies. 2. Cellules ascogènes avant et après la fusion ; les cytosomes très beaux sont disposés sur les réseaux cytoplasmiques. 3. Cellule ascogène avec un gros noyau et des chromidies. 4. Le vacuome dans l'asque et 5, dans les spores.

par le roseazurine. Les cellules mycéliennes renferment un protoplasme dense, contenant de nombreux cytosomes sphériques, assez gros et très chromatiques ; ceux-ci, sont situés ordinairement sur les parois et au centre des cellules et dans les mailles du réseau cytoplasmique du jeune asque. Le cytoplasme de l'asque est creusé de vacuoles qui montrent des précipitations métachromatiques fortement colorables par l'hématoxyline et beaucoup plus nombreux que dans les cellules mycéliennes (fig. 18).

## Cytologie du champignon.

Les phénomènes cytologiques concernant la formation des spores chez cette espèce ont été bien étudiés par Ikéno d'abord et ensuite par Juel. Bien que ces savants ont obtenu des résultats intéressants sur ce point, néanmoins des détails plus précis s'imposent. Or, nos observations ont mis au point cette question et ajouté des faits qui présentent une certaine importance.

*Mycélium.* — Les cellules mycéliennes sont presque toujours binucléées : les deux noyaux placés côte à côte occupent le centre de la cellule. Ils montrent une membrane nucléaire distincte, un gros nucléole et un réticulum chromatique évident.

Au cours de l'évolution du mycélium ces deux noyaux se divisent et la division se fait par karyokinèse.

Les noyaux entrent en mitose, en général, simultanément ; toutefois, il arrive, très rarement, des cas, que l'un de deux noyaux ne se trouve pas en même temps que l'autre en division et ce retard dure jusqu'à l'anaphase du noyau en division : parfois on trouve des cellules à un noyau en repos tandis que le second montre un fuseau net avec un centrosome à chacune des extrémités.

A la plaque équatoriale on distingue deux chromosomes d'abord qui se dédoublent ensuite, se séparent en se dirigeant vers les pôles de sorte qu'au voisinage de chaque centrosome se constitue un noyau à deux chromosomes (voir fig. 1, 2, pl. II A).

Le second noyau en retard se divise à son tour de la même façon. Bientôt une cloison se forme pour séparer des cellules binucléées. Les deux noyaux ainsi formés peuvent se diviser à nouveau pour fournir des noyaux à d'autres cellules mycéliennes.

*Asques.* — Les cellules-mères des asques naissent par le procédé ordinaire, par la fusion de deux noyaux.

Les deux noyaux se rapprochent, leur réticulum chromatique vient au contact, la membrane disparaît entre les deux noyaux et les filaments chromatiques ainsi que les nucléoles s'unissent.

Il est à noter que la fusion commence par les cavités nucléaires et les filaments chromatiques pour se terminer par les nucléoles. Le noyau de fécondation qui résulte de cette fusion présente une taille environ deux fois plus grande que celle de chacun des noyaux primaires. En même temps, il réorganise son réticulum chromatique assez épais qui se colore fortement par l'hématoxyline. Ce noyau sphérique occupe le centre de l'asque ; son nucléole assez gros se montre souvent vacuolaire.

Ikéno, dans les observations relatives à la division du noyau sexuel dans cette espèce, trouve une fragmentation de la matière chromatique du noyau en un nombre considérable de granules qui représentent les chromosomes ; Juel, de même, d'après les figures qu'il présente, considère le nombre de chromosomes comme assez élevé. En effet, à la métaphase il donne l'image d'un fuseau sur lequel l'auteur figure un certain nombre de granules chromatiques. Il est très probable que ces granules se groupent plus tard pour former de véritables chromosomes. Il se forme alors deux masses de chromosomes très colorées, à la plaque équatoriale d'un fuseau achromatique, très net, muni à ses deux extrémités de centrosomes.

Nous n'avons pas vu le stade précédent à plusieurs granules chromatiques sur le fuseau, malgré de multiples observations.

Les deux chromosomes sont situés à droite et à gauche de l'asque. Il est intéressant de noter que le nucléole, expulsé, dès la prophase dans le cytoplasme de l'asque, persiste jusqu'a l'anaphase et il se trouve placé à une faible distance

de côté. Enfin, à l'anaphase, les chromosomes se portent chacun vers un pôle, pour réorganiser les noyaux-fils qui vont se diviser à leur tour. Les mitoses suivantes s'effectuent de la même manière ; les chromosomes y sont plus petits que ceux de la première mitose. Pendant toutes ces divisions la membrane nucléaire disparaît et nous ne l'avons pas vue, comme Juel, entourer le fuseau déjà formé (voir pl. II, A).

A la suite de ces divisions successives il se forme huit noyaux : ceux-ci se munissent chacun d'un nucléole. Ils sont d'abord très petits, mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos.

Aussitôt qu'ils ont organisé leur structure normale, le protoplasme de l'asque se différencie autour d'eux pour constituer les spores, dont chacune reçoit un noyau.

*Spores.* — La spore mûre à 4-5 μ de diamètre renferme autour du noyau un cytoplasme dense qui est creusé de petites vacuoles vers la périphérie. Les vacuoles contiennent en précipitations des corpuscules métachromatiques. Le noyau situé ordinairement au centre se divise pour former deux noyaux dont l'un passe dans la nouvelle spore qui se forme par bourgeonnement.

Les nouvelles spores diffèrent des spores-mères qui sont arrondies, par leur taille plus petite et par la forme allongée. A la suite de ce bourgeonnement l'asque apparaît rempli d'une quantité considérable de spores.

La division du noyau de la spore se fait comme dans d'autres espèces, par mitose. Nous avons souvent rencontré le noyau en métaphase montrant un fuseau assez net avec un centrosome à ses extrémités ; le centre de celui-ci étant occupé d'une masse de chromosomes qui ne laisse voir aucun détail.

### Action sur l'hôte.

Nous avons déjà dit, au début de cette note, que les déformations des fruits sont dues au parasite localisé dans le tissu

de l'ovaire : en effet, le tissu mésocarpique du fruit atteint est transformé en un organe spongieux qui montre de grandes cellules arrondies, gorgées d'un suc cellulaire qui contient en solution diverses substances (tannin, acides, etc.).

Le suc cellulaire se trouve dans des vacuoles qui occupent presque toute la cavité cellulaire ; celles-ci sont délimitées par une couche cytoplasmique riche en cytosomes ; la plupart de ceux-ci ont conservé leur forme sphérique, d'autres se sont transformés en bâtonnets.

Quant au noyau il est entièrement caché par la vacuole, parfois on l'aperçoit par transparence ou bien il peut être poussé à la périphérie par cette vacuole.

A côté de ces cellules se trouvent d'autres cellules presque dépourvues de contenu cytoplasmique avec quelques cytosomes en bâtonnets plus ou moins allongés : ces éléments se trouvent souvent amassés au centre de la cellule dans une faible masse cytoplasmique contractée. Dans bien des cas les cytosomes sphériques se trouvent réunis plusieurs côte à côte formant ainsi une chaînette ; enfin, beaucoup d'entre eux se transforment en vésicules très grosses où la substance chromatique est réduite à un mince anneau.

Bref, dans ces cellules le noyau présente une hypertrophie très accentuée et en même temps il devient très riche en chromatine de sorte que le nombre des nucléoles se trouve augmenté jusqu'à cinq ou six par noyau tandis que le nucléoplasme est très granuleux (fig. 19).

Enfin, en ce qui concerne les faisceaux vasculaires, ceux-ci ne semblent pas avoir changé de physionomie. On constate seulement du premier coup d'œil, une très grande abondance de vacuoles dans les cellules de l'endoderme où les endochromidies colorées en noir sont précipitées sous divers aspects (arrondies, en rosette), alors que les cellules libériennes renferment un chromidium jaune qui remplit une grosse vacuole.

Le vacuome a été bien mis en évidence vitalement par l'emploi du rouge neutre et du bleu de crésyl. Ajoutons que

même dans des coupes montées directement dans l'eau, beaucoup de cellules possèdent des vacuoles remplies d'une solution vivement colorée en rouge, coloration due à l'accumulation d'anthocyane dans les éléments superficiels du mésocarpe et même de l'épiderme.

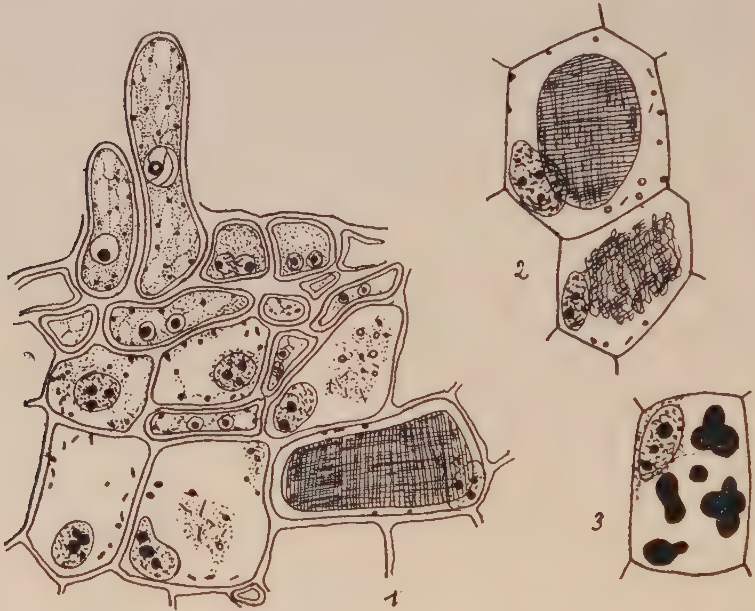



Fig. 19. — 1. Une coupe transversale dans une pochette montre les filaments mycéliens rampant entre les cellules épidermiques. Dans les cellules ascogènes on voit une fusion de deux noyaux, les cellules montrent de très beaux cytosomes. Dans les cellules de l'hôte le cytome montre des modifications sensibles. 2. Cellules hypertrophiées dont le centre est rempli d'une vacuole. Noyaux riches en nucléoles. 3. Cellule de l'endoderme où les endochromidies sont fortement colorées en noir.

Quant aux éléments du plastidome on constate que les chloroplastes et avec eux l'amidon disparaissent sous l'action du parasite. En somme, le parasite ayant utilisé progressivement pour sa nourriture tous les éléments cellulaires, il arrive un moment où les cellules vaincues par celui-ci, cèdent ; elles meurent alors, ce qui amène finalement la destruction du tissu suivie de la moisissure du fruit.

## **Taphrina aurea** (Pers.) Fries.

Ce champignon très connu sur les feuilles du peuplier (*Populus nigra, pyramidalys* et *monilifera*) produit des cloques très visibles à la surface supérieure de la feuille, caractérisées par la coloration d'un beau jaune d'or sur la face inférieure. Cette espèce a été récoltée dans une forêt à Presle, à la fin de mai 1925 sur les feuilles du *Populus nigra* L.

Des échantillons de différents âges nous ont permis l'étude de la formation des asques et celle de leur maturation.

### Etude morphologique du mycélium.

Pour se rendre bien compte de l'aspect général du mycélium et de son mode de progression, nous avons examiné des coupes pratiquées dans divers sens. En effet, lorsqu'on examine des coupes transversales ou tangentielles dans la région cloquée de la feuille, on peut facilement se rendre compte, de la localisation sous-cuticulaire du mycélium.

Le champignon est formé de filaments cloisonnés : les cloisons séparent des articles ; certains articles sont larges alors que d'autres plus jeunes sont allongés. En général, les filaments mycéliens présentent un faible diamètre au début : à mesure qu'ils progressent ils se ramifient de façon à prendre possession d'une grande surface d'action, constituant ainsi un réseau dont les mailles laissent voir les cellules épidermiques (fig. 20).

Dans un stade plus avancé les cellules mycéliennes deviennent courtes et larges à contour irrégulier ; de temps à autre on rencontre des ramifications courtes et très dilatées. A la fin elles sont transformées en éléments à peu près arrondis.

Les cellules mycéliennes envoient des prolongements

entre les cellules épidermiques pour mieux assurer, probablement, leur nutrition. Ces éléments qui ont acquis un volume considérable ne tarderont pas à devenir des organes reproducteurs. En effet, on voit à un moment donné que beaucoup de ces cellules soulèvent et percent la cutitule, se développant en une papille qui représente le jeune asque.

### Etude histologique du mycélium.

En examinant les cellules qui constituent le thalle du champignon, on constate qu'il y a une grande différence

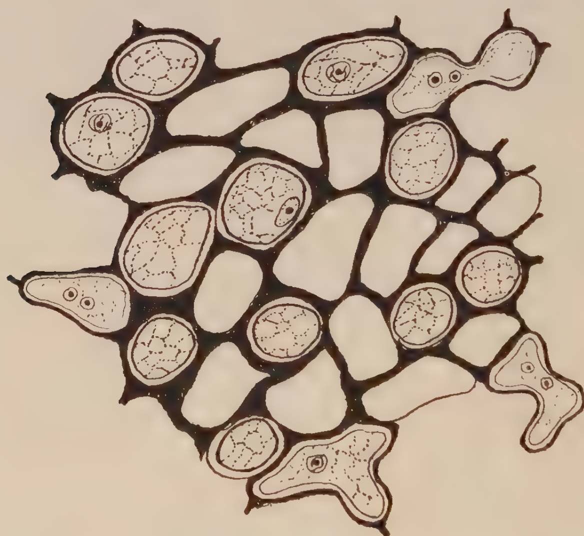


Fig. 20. — Mycélium vu de face ; en blanc sont représentées les cellules épidermiques qui montrent leur membrane très épaisse et colorée en noir

entre la structure du cytoplasme de cellules jeunes et de celles plus âgées.

La figure 21 montre une cellule allongée renfermant un cytoplasme dense et parsemé de quelques granulations sphériques de même taille, *les cytosomes*. Ils sont bien colorables par l'hématoxyline ferrique.

Ces deux cellules renferment outre les cytosomes et quelques *endochromidies*, deux noyaux qui se composent chacun d'une vésicule hyaline, limitée par une membrane fine et renfermant un gros nucléole fortement coloré par l'hématoxyline et la safranine.

Plus tard, le cytoplasme de ces cellules change d'aspect ; il se dispose en un réseau et lorsqu'on fixe au Laguesse ou Flemming on voit que les mailles du réseau sont remplies de globules oléagineux, plus ou moins gros, brunis par l'acide osmique, ainsi que des granules métachromatiques, peu nombreux et qui se colorent très bien par l'hématoxyline, la




Fig. 21. — 1. Jeunes cellules mycéliennes avec de très beaux cytosomes. 2. Cellule ascogène avec cytosomes, endochromidies et globules oléagineux présentés en blanc.

safranine et la fuchsine. Dans des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau on voit que ces cellules sont remplies d'un suc contenant des matières grasses et des pigments qui lui donnent une teinte orangé (c'est à ce pigment qu'on doit la coloration jaune de la face inférieure des cloques !). Ces pigments appartiennent probablement au groupe des lipochromes, solubles dans l'alcool et dans le xylol. Avec le bleu d'indophénol, en examen vital, les globules huileux prennent une couleur violacée d'abord et bleu foncé ensuite.

Sur les réseaux cytoplasmiques on distingue encore les cytosomes, caractérisés par leur régularité de forme et dimension.

Dans l'asque, les gouttelettes de graisses, le plus souvent se fusionnent pour constituer de gros globules graisseux assez nombreux pour remplir presque toute la cavité cellulaire (fig. 22).

Ces globules sont souvent entourés par quelques corpuscules métachromatiques contenues dans des vacuoles les unes plus petites, les autres plus grandes. Quant au noyau, ces cellules contiennent un seul noyau beaucoup plus gros, riche en substance chromatique et renfermant un nucléole souvent excentrique.

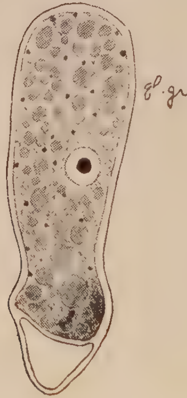


Fig. 22. — Asque renfermant dans les mailles de globules oléagineux (gr.) de diverses tailles et sur les réseaux cytoplasmiques, des cytosomes.

Les asques à leur maturité peuvent atteindre jusqu'au 50-85 μ de longueur et 16-20 μ de largeur. Généralement, à leur base, ils sont prolongés en coin entre les cellules épidermiques et présentent une cloison qui sépare une petite cellule basilaire, triangulaire, presque vide. Le reste de l'asque est formé d'un cytoplasme à larges mailles au milieu duquel se trouve le noyau que nous venons de décrire.

Souvent, les asques sont arrondis à leur base et dépourvus de cellule basilaire ; la présence ou l'absence de cette cellule n'est pas un caractère constant chez cette espèce.

Frank (1) fut le premier qui constata la présence de celle-ci. Iohanson observa que la cellule basilaire qui manque le plus souvent, varie en ce qui concerne la forme et la dimension. Cohn considère cette espèce dépourvue de cette cellule (stielzelle). Sadebeck ne la considère pas comme un caractère stable, elle peut manquer dans certains cas. Nous avons étendu nos observations, à ce propos, sur un nombre très grand de préparations montrant des asques à tous les stades.

En effet, nous avons constaté que dans la plupart des asques, cette cellule est séparée de l'asque par une membrane qui apparaît avant la division nucléaire ; parfois ceci n'a lieu qu'après la formation des spores.

Toutefois, dans ces cas, bien que la membrane ne soit pas visible il y a tout de même une différence entre le contenu cellulaire qui s'accumule à la partie supérieure tandis que sa base se montre pauvre en substance cellulaire. On ne trouve qu'un faible réseau cytoplasmique et quelques globules huileux. Enfin, on a trouvé quelquefois des asques remplis des ascospores sans qu'une cellule basilaire soit formée.

### Evolution nucléaire du champignon.

Cette espèce présente pour l'étude cytologique, des avantages assez bons, les noyaux sont de grande taille et se colorent très bien.

Pour obtenir des mitoses, nous avons constaté que c'était nécessaire d'utiliser du matériel fixé sur place alors que ceux fixés quelques heures après la récolte n'en montraient aucune.

Les fixations au picroformol nous ont donné les meilleurs résultats. Le Laguesse et le Flemming ayant noirci par l'acide

1. *Die Krankheiten der Pflanze*, 1881.

osmique les matières grasses ont rendu les préparations presque inutilisables.

*Mycélium.* — Les cellules qui constituent le mycélium sont à leur début binucléées. Les noyaux assez gros renferment un nucléole bien coloré et entouré d'une membrane distincte. Dans le suc nucléaire on distingue encore des filaments chromatiques.

Nous n'avons pas observé de cellules plurinucléées et les mitoses constatées n'ayant pas rendu une grande netteté, nous n'insisterons pas beaucoup sur ce point.

La figure 1, planche III, B montre une cellule allongée dont les noyaux représentent l'anaphase d'une mitose. On constate que le contour de la membrane est complètement disparu, les nucléoles très réduits sont rejetés de côté où ils disparaissent tandis que le centre du noyau est occupé par un fuseau ayant à chacune de ses extrémités une masse constituée des chromosomes tellement rapprochés qu'il est impossible de pouvoir les compter.

Probablement, après la reconstitution des noyaux-fils, une cloison apparaît immédiatement pour séparer les deux cellules binucléées. Juel croit avoir vu aussi dans ces cellules des aspects de mitose. La fusion de ces noyaux a été souvent rencontrée. Les deux noyaux qui occupent la base de la cellule se rapprochent peu à peu, leur membrane disparaît et l'on voit alors des filaments chromatiques se mélanger, ensuite les deux nucléoles voisins dans une masse commune de nucléoplasme à contour irrégulier. Durant la fécondation les membranes nucléaires disparaissent mais aussitôt après la fusion, il s'en forme une nouvelle autour du noyau sexuel (fig. 23). Les deux nucléoles se confondent en un seul, une membrane va se former. Ce noyau de fécondation beaucoup plus gros se montre très riche en substance chromatique. Il montre un gros nucléole excentrique et des segments chromatiques beaucoup plus épais que dans les noyaux primaires.

Ces cellules qui représentent les cellules ascogènes ne tarderont pas à percer la cuticule et à devenir asques.

*Asques.* — Le jeune asque s'allonge peu à peu : le protoplasme, disposé en trabécules, renferme, à son centre un noyau qui augmente de volume, alors que la grosseur du nucléole reste presque toujours la même. Ce noyau, au moment de son maximum de taille, présente une membrane nucléaire et un réticulum chromatique, tous les deux bien distincts.



**Fig. 23. — Fusion nucléaire.**

Juel, étudiant la formation des spores chez cette espèce, croit que le noyau se divise tout autrement que chez d'autres espèces. Il trouve dans l'asque quatre noyaux et même davantage qui proviennent amitotiquement de la fragmentation du noyau sexuel de l'asque. D'après lui, il n'y a que deux noyaux qui vont former les spores, les autres dégénèrent. Il a observé aussi des conidies formées par les spores à l'intérieur de l'asque.

Les recherches de Juel, à notre connaissance sont les seules qui aient été faites sur l'évolution nucléaire dans cette espèce.

Cependant, nos observations concernant les phénomènes nucléaires dans cette espèce ont conduit à des résultats plus précis et en même temps nous avons vérifié une partie rela-

tive aux données de Juel à ce propos : celles-ci peuvent être vraies en partie, mais nos résultats sont un peu différents.

La division du noyau sexuel de l'asque commence après une période plus ou moins longue de repos. A ce moment le noyau se trouve au milieu de l'asque. On constate à la prophase que les filaments chromatiques subissent une fragmentation en petits éléments qui se rendent à la périphérie. A ce moment le contour de la membrane devient flou et le nucléole rejeté de côté ne tardera pas à disparaître. Plus tard, à la métaphase les granules chromatiques vont se réunir pour constituer les chromosomes définitifs. En même temps il se forme un fuseau achromatique relié à chaque pôle par un centrosome arrondi nettement visible. Nous n'avons pas pu nous rendre compte de leur origine. Ils apparaissent en même temps que le fuseau. A la plaque équatoriale on compte deux gros chromosomes qui s'éloignent l'un de l'autre vers les pôles pour se rendre au voisinage du centrosome, en deux masses homogènes, reliées encore quelque temps par un axe achromatique. Souvent, ces deux masses sont accompagnées d'un petit corpuscule qui doit être probablement le centrosome, car sa présence est temporaire et il finit par disparaître. En ce qui concerne l'orientation de l'axe du fuseau elle est ordinairement transversale, toutefois il y a bien des cas où le fuseau occupe une position oblique, presque longitudinale (fig. 2, 3, 4, 5, pl. III B)

Les deux noyaux formés n'entrent pas aussitôt en division comme dans les espèces précédentes : ils réorganisent leurs éléments nucléaires montrant à l'état de repos un nucléole renfermé dans une masse de nucléoplasme entourée d'une membrane fine ; il y a des cas où ces noyaux se présentent comme des taches homogènes grandes, mal délimitées et peu chromatiques (fig. 21). Un peu plus tard ces noyaux présentent chacun un filament chromatique qui se segmente pour la seconde mitose, à la prophase, en granulations chromatiques qui vont se réunir à la métaphase, de la même façon

comme pour la première division pour constituer les chromosomes. A la mitose on voit encore deux chromosomes à la plaque équatoriale, mais deux fois plus petits que dans la première mitose ; dans cette seconde bipartition les fuseaux ne présentent pas toujours la même direction : souvent ils sont parallèles et transversaux (fig. 6, 7, 8, pl. III B). Les quatre noyaux ainsi formés, petits au début vont augmenter de volume peu à peu et réorganiseront tous leurs éléments. Plus tard, le protoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour constituer les spores (fig. 24).

A leur maturité les spores germent à l'intérieur de l'asque en émettant des bourgeons qui s'allongent beaucoup dans certains cas.

Ces nouvelles spores, qui diffèrent par leur forme fusiforme, des spores-mères arrondies, bourgeonnent à leur tour de sorte que l'asque se montre rempli des spores de diverses tailles. Cependant, les divisions nucléaires qui déterminent la formation de quatre spores ne sont pas toujours régulières ; le plus souvent la division se fait irrégulièrement ce qui constitue des différences de nombre entre les noyaux et les spores renfermées dans l'asque. En observant les asques à leur maturité on constate qu'il y en a très peu d'asques qui contiennent quatre spores rondes et que la plupart d'entre eux contiennent seulement deux spores arrondies alors que le reste de l'asque est rempli d'un nombre considérable de spores en fuseau, ovale. Quelques asques en présentent très peu ou même pas du tout.

Bien que l'on trouve généralement des asques à tous les âges, dans une seule préparation, ils sont loin de présenter les divers aspects de leurs noyaux et pour arriver à une interprétation assez convenable concernant les différents phénomènes qui se produisent pendant la formation des spores, nous avons examiné un très grand nombre de préparations.

En effet, il résulte de nos observations relatives à la for-

mation des spores chez *Taphrina aurea*, que le noyau sexuel de l'asque est sujet à des phénomènes assez curieux et que les divisions des noyaux peuvent être tantôt directes tantôt indirectes.

La mitose qui se présente dans la plupart des cas peut faire place à une bipartition directe que nous allons décrire tout à l'heure.

Prenons le premier cas où l'asque renferme deux ou quatre grosses spores arrondies, alors que le reste de l'asque est rempli d'un nombre considérable de spores en fuseau ou ovales.

On constate souvent que l'un des deux noyaux dérivés de la première mitose du noyau sexuel de l'asque, désorganise sa substance chromatique, la ressoude en granules de diverses tailles et nombre variable (fig. 11, pl. III, B).

Ces granules se dispersent ensuite après la disparition de la membrane, dans le cytoplasme de l'asque : quelques-uns se montrent vésiculeux tandis que d'autres plus gros deviennent vacuolaires en perdant progressivement leur chromatine. Ces petits noyaux entrent donc en dégénérescence ; ils finiront par être résorbés par le cytoplasme de l'asque. Parfois ils progressent vers le sommet de l'asque pour disparaître finalement (fig. 24).

Tous ces phénomènes se passent en même temps que le second noyau encore capable de se diviser entre en mitose. Les deux noyaux formés organisent leurs éléments pour devenir ensuite les noyaux de deux spores ; parfois, ils peuvent se diviser à nouveau de sorte qu'ils fourniront quatre noyaux à quatre spores.

Les spores bourgeonnent à leur maturité à l'intérieur de l'asque ; les nouvelles spores qui diffèrent par leur forme ovale, allongée des spores-mères, bourgeonnent à leur tour et l'asque se montre alors rempli des spores.

Il résulte donc d'après nos observations que dans cette espèce le noyau sexuel de l'asque n'est pas susceptible de

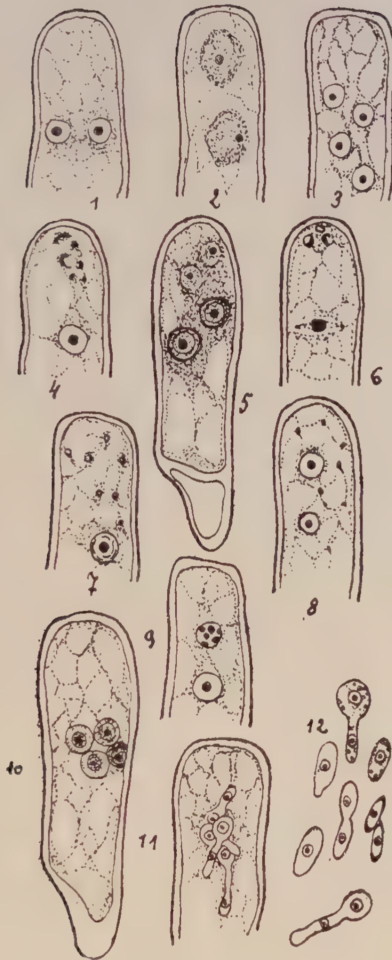



Fig. 24. — 1. Asque avec deux noyaux. 2. Deux noyaux réduits à deux taches chromatiques. 3. Asques avec quatre noyaux. 4. Un noyau au milieu d'un asque tandis qu'au sommet on voit quelques traces des noyaux dégénérés. 5. Asque renfermant deux spores et deux noyaux peu chromatiques. 6. Métaphase du second noyau provenu de la première mitose dans l'asque, tandis qu'au sommet on voit le premier noyau réduit en quelques corps vacuolaires. 7. Un gros noyau au centre de l'asque et plusieurs petits noyaux dégénérés. 8. Les noyaux dégénérés ont presque disparu, l'asque présente deux noyaux. 9. Un noyau en repos tandis que l'autre montre sa substance chromatique fragmentée. 10. Asque renfermant quatre spores. 11. Spores en bourgeonnement. 12. Spores.

former les huit noyaux des spores. En effet, malgré de multiples observations nous n'avons jamais rencontré des asques à huit grosses spores qui donneraient les petits par bourgeonnement.

Par contre, il y a des asques qui montrent dès le début huit ascospores petites et fusiformes tandis que dans d'autres asques nous avons parfois constaté la présence de huit petits noyaux ; ces noyaux montrent chacun un petit nucléole vacuolaire et une membrane plus ou moins nette (fig. 25). Il résulterait donc de ces observatiions que le noyau sexuel de l'asque pourrait fournir les huit noyaux des spores Cependant, ces noyaux sont incapables de devenir les noyaux des huit grosses spores.

Ceux-ci, restent soit dispersés dans toute l'étendue de l'asque, soit localisés à la base ou au milieu de celui-ci. En ce cas, l'individualisation des spores autour de ces noyaux est progressive : ces spores en bourgeonnant et en se nourrissant aux dépens du protoplasme forment toutes les autres spores dont l'asque est bourré.

Quant au mode de formation de ces noyaux il est tout différent de celui que l'on trouve dans les autres cas. Il convient de rappeler seulement qu'il n'y a pas de mitose et que la division se fait amitotiquement. Le noyau subit une fragmentation de la substance chromatique en un nombre d'éléments qui émigrent dans le cytoplasme de l'asque après la disparition de la membrane (fig. 25).

Des phénomènes semblables ont été observés aussi chez *Taphrina Kusanoï* par Ikéno. Il a constaté une fragmentation directe du noyau sexuel de l'asque en un certain nombre de corpuscules chromatiques (Chromatinkörnchen) de diverses dimensions qui se dispersent dans le protoplasme de l'asque ; une partie de ceux-ci sert à la formation des noyaux des spores tandis que l'autre disparaît.

*Spores.* — L'asque de *Taphrina aurea* possède deux ou quatre spores arrondies qui mesurent à peu près 3-4 μ. Elles

contiennent un noyau sphérique situé au centre d'un protoplasme plus ou moins homogène. Le reste de l'asque renferme des spores, quelques-unes en voie de développement. Les spores secondaires diffèrent nettement des premières par leur forme ovale et allongée. Ces spores remplissent complètement l'asque ; il ne reste pas de protoplasme. Leur taille varie et elles sont plus ou moins allongées.

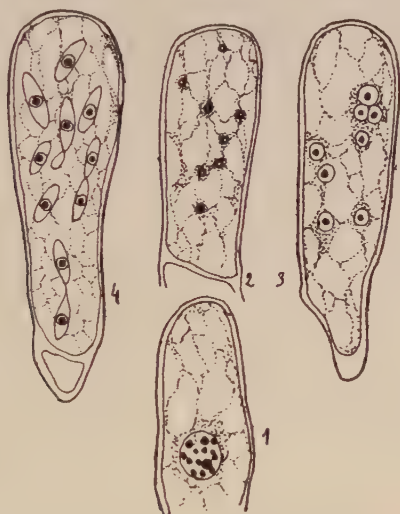



Fig. 25. — Fragmentation de la substance chromatique du noyau de l'asque. 2. Huit masses chromatiques qui vont devenir dans la figure 3, huit noyaux. 4. Asque renfermant un certain nombre des spores allongées.

Les noyaux des spores ont tous la même structure, ils se composent d'une vésicule hyaline limitée par une membrane bien nette qui renferme un nucléole fortement colorable par l'hématoxyline. Généralement ces noyaux sont entourés d'un protoplasme homogène tandis que les pôles renferment des corpuscules métachromatiques.

Les spores-mères peuvent en germant, donner naissance à un bourgeon qui s'allonge beaucoup en un tube qui reçoit un noyau de la spore-mère (fig. 24). Malgré nos efforts nous

n'avons pas pu nous rendre compte de la manière dont se fait la division du noyau de la spore. L'abondance de matières réductrices dans ces spores nous ont empêché probablement de voir cette division. Toutefois, eu égard de ce qui se passe dans d'autres espèces il y a des bonnes raisons à croire que cette division se fait par mitose.

### Action du parasite sur le tissu de l'hôte.

#### *Modifications morphologiques.*

En examinant une coupe transversale dans une feuille cloquée on est immédiatement frappé lorsqu'on compare la face inférieure à la face supérieure de celle-ci, de la différence qui existe entre elles.

En effet, la présence du parasite entre la cuticule et les cellules de l'épiderme inférieur stimule la division de ces cellules de sorte que des hypertrophies se produisent alors dans les tissus attaqués.

Les cellules épidermiques sont les premières qui répondent à l'action du parasite ; elles deviennent actives et se cloisonnent pour donner naissance à un nouveau tissu.

Généralement, le cloisonnement s'effectue suivant un plan parallèle à la cuticule. Une paroi divise la cellule interne. La cellule externe augmente de volume et on constate surtout une exagération du diamètre vertical de celle-ci. Elle se prolonge entre les cellules du mycélium.

La cellule interne se divise encore et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il se forme un tissu à trois ou quatre assises de cellules qui donnent l'aspect d'un tissu palissadique.

Les cellules du mésophylle peuvent aussi se multiplier, elles deviennent un peu arrondies.

Outre la multiplication de ces cellules on assiste encore à leur accroissement, elles augmentent de volume et en même

temps leur membrane qui est primitivement assez épaisse, s'épaissit considérablement sous l'action parasitaire.

De plus, les méats se sont réduits par suite de cet épaississement et par suite de l'accroissement de la cellule.

En somme, par la formation du nouveau tissu et par l'épaississement exagéré de membranes cellulaires, la réaction opposée par l'hôte est assez forte, de sorte que les faisceaux libéro-ligneux aussi bien que les cellules palissadiques sont presque invisibles à l'égard de l'action parasitaire.

### *Modifications histologiques.*

*Noyau.* — La présence du parasite n'empêche pas la cellule de continuer à vivre. En effet, les noyaux des cellules parasitées, malgré les déformations sensibles qu'ils subissent, sont cependant, vivants.

Lorsque le parasite a envahi son hôte, les cellules de celui-ci réagissent immédiatement, même à distance, pour lutter contre l'envahisseur entraînant ainsi une division et une hypertrophie des cellules comme nous venons de dire ; l'hypertrophie cellullaire est accompagnée de celle du noyau.

Les noyaux subissent des modifications dans leur forme et dans leur structure : ils augmentent de volume et accumulent une grande quantité de chromatine qui forme dans la cavité nucléaire un semis granuleux plus ou moins dense. Les nucléoles fortement colorés, deviennent très gros et assez nombreux (deux ou trois nucléoles par noyau !). Les nucléoles, entourés d'une zone claire, se présentent souvent sous forme de masses allongées.

Dans plusieurs cas nous avons rencontré des figures de stade assez curieux : les nucléoles semblent reliés entre eux par une sorte de filet plus ou moins épais.

Le noyau est situé soit au centre de la cellule et en ce cas il est suivi d'une traînée cytoplasmique qui le relie avec la membrane, soit à la périphérie.

Il est aussi intéressant de noter que pendant les cloisonnements des cellules, ces noyaux se divisent indirectement et nous avons rencontré quelques phases de mitoses qui d'ailleurs n'offrent rien de particulier pour qu'elles soient examinées ici en détail (fig. 26).

*Vacuome.* — Le vacuome dans les cellules normales de l'hôte est représenté par un chromidium qui précipite sous l'action des colorants vitaux (rouge neutre, bleu de crésyl) et aussi de plusieurs fixateurs, en endochromidies de différentes tailles et d'aspects très variés, ordinairement c'est la forme sphérique qui domine.

Dans les cellules épidermiques, parfois les vacuoles se fusionnent pour donner une grosse vacuole au centre de la cellule.

On constate que les cellules de l'épiderme supérieur sont beaucoup plus riches en vacuoles, que celles de l'épiderme inférieur : de même pour le tissu palissadique où on rencontre de temps à autre une vacuole unique qui occupe toute la cellule, alors que les plastes ainsi que le noyau sont poussés à la périphérie de celle-ci ; parfois on ne voit plus le noyau, il est caché par la substance jaune brunâtre qui remplit la vacuole.

Le contenu vacuolaire peut se montrer précipité ou non et dans ce dernier cas il conserve une belle teinte jaune-clair, souvent il précipite en endochromidies qui prennent une couleur noire avec l'hématoxyline ferrique (fig. 26).

La présence du champignon provoque la formation d'un grand nombre de vacuoles : les cellules épidermiques montrent généralement des vacuoles qui se présentent sous la forme d'un réseau dans lequel le contenu présente une couleur jaune-verdâtre plus ou moins foncé (fig. 27).

Les mailles de ce réseau délimitent une masse d'amidon qui s'accumule d'ordinaire au centre de la cellule. Cette masse se montre fortement colorée en bleu-noir par la solution iodée.

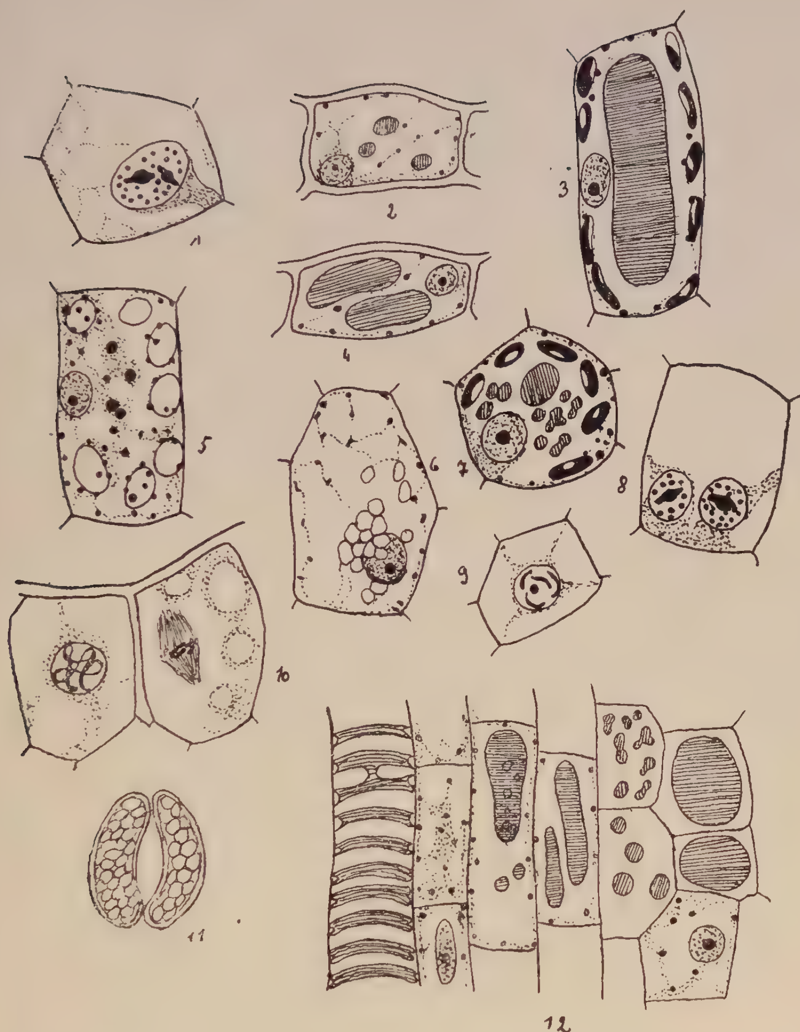



Fig. 26. — 1. Cellule où le noyau hypertrophié se lie avec la membrane cellulaire par une traînée cytoplasmique. Nucléoles fusiformes. 2. Cellule de l'épiderme supérieur et 4, cellule de l'épiderme inférieur montrant l'aspect de la structure normale : vacuome relativement réduit, cytosomes sphériques, noyau moyen. 3. Cellule palissadique non parasitée (feuille mature) où les chloroplastes montrent des grains d'amidon ; au centre une vacuole. 5. Cellule palissadique d'une feuille cloquée où on distingue une production des graisses dans le cytoplasme, au centre de la cellule et autour ou même au-dessus de plastes, mélangés aux cytosomes. 6. Nombreux grains d'amidon autour du noyau et des cytosomes transformés en bâtonnets. 7. Cellule du mésophylle montrant le début de la transformation de chloroplastes en amyloplastes. 8. Cellule avec deux noyaux. 9 et 10. Quelques aspects de la division nucléaire. 11. Cellules stomatiques riches en amidon. 12. Section longitudinale dans un faisceau montrant les cellules libériennes riches en cytosomes.

Au-dessus de cette assise, les cellules contiennent une grosse vacuole remplie de tannin ; il y a des cas où les vacuoles sont fragmentées ; le chromidium dans celles-ci est d'une teinte jaune très claire ; en somme, la différenciation de cette teinte se fait progressivement de sorte que nous pouvons bien voir toute la gamme des états vacuolaires sur une même préparation ; dans d'autres cellules le chromidium est précipité en un nombre considérable de petites sphérules qui se fusionnent souvent en une rosette.

Enfin, les cellules qui entourent les faisceaux libéro-ligneux sont très riches en vacuoles, elles renferment un chromidium qui précipite en endochromidies généralement très grosses (fig. 26).

*Plastidome.* — On assiste dans les cellules parasitées à la transformation progressive des chloroplastes des cellules-saines, en amyloplastes d'abord et ensuite en grains d'amidon.

Cette transformation est très visible sur la même préparation ; en effet, examinant une jeune feuille attaquée, on voit que les chloroplastes dans les cellules palissadiques sont entièrement colorés en noir par l'hématoxyline ferrique sans aucune trace d'amidon. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de la région attaquée les plastes commencent à montrer dans leur sein des sphérules amylacées qui restent incolores ; leur substance chromatique disparaît progressivement.

Dans les cellules du mésophylle où l'action du parasite se fait le plus ressentir et où l'on constate la disparition quasi-complète du substratum chromatique, les chloroplastes sont complètement transformés en amyloplastes ; un peu plus tard, ces éléments commencent à se dissocier en grains d'amidon de diverses dimensions.

Les grains d'amidon s'accumulent généralement en masses, au milieu de la cellule autour du noyau qui n'est plus visible. Parfois, ces masses amylacées, se localisent sur un côté de la

cellule vers l'endroit où se trouve le noyau, alors que le reste est occupé d'une grosse vacuole.

L'accumulation de l'amidon se fait surtout dans les cellules épidermiques, voisines des cellules mycéliennes (fig. 27).




Fig. 27. — Aspect du tissu de la feuille cloquée au voisinage du champignou. Les chloroplastes sont complètement transformés en amyloplastes (amyl.) et ensuite en grains d'amidon qui s'accumulent dans les cellules épidermiques au voisinage du champignon. *gr.* graisses : agglomération des graisses en gros globules dans les cellules épidermiques et ensuite leur fragmentation en petits globules dans les cellules en contact avec le mycé lium. *my.* Le chromidium souvent non précipité se montre sous divers aspects. Noyaux reliés à la membrane cellulaire par une traînée cytoplasmique.

Des observations analogues ont été portées sur des feuilles matures, également parasitées où les chloroplastes avaient déjà commencé la formation de l'amidon.

Dans ces cas l'action parasitaire ne fait qu'accélérer la production de l'amidon et son accumulation en quantité considérable, au voisinage du parasite.

*Cytome.* — Le cytoplasme de cellules normales de l'hôte renferme dans son sein des cytosomes sphériques disposés généralement autour de plastes dans le tissu chlorophyllien et sur les parois et les réseaux cytoplasmiques dans les cellules épidermiques.

L'action du parasite ne semble pas agir fortement sur la forme de ces éléments, car on les trouve très peu transformés en bâtonnets dans les endroits parasités.

Par contre, on constate qu'ils perdent beaucoup leur propriété de colorabilité, de sorte, que lorsqu'on les examine sur la même coupe on observe dans les zones indemnes leur stabilité de forme, leur quantité numérique ainsi que leur grande affinité pour l'hématoxyline tandis que, dans les régions voisines du parasite, ils semblent beaucoup plus rares et moins colorés. Dans ces cellules, on les trouve à la fois, sur les réseaux cytoplasmiques qui délimitent les vacuoles et dans la couche pariétale du protoplasme (fig. 26, 27, 28).

*Graisses.* — En dehors des eléments décrits on distingue encore dans le cytoplasme des petites granulations plus ou moins nombreuses et de diverses tailles, fixées et colorées électivement en brun foncé par l'acide osmique ; il s'agit là certainement des gouttelettes d'huile car une fixation du Regaud ne révèle aucune trace de ces composés. En même temps, un examen sur du matériel frais, montre ces corpuscules réfringeants ou colorés d'un beau bleu foncé, par le mélange Nadi. En effet, dans les cellules saines, les globules d'huile, mélangés avec les cytosomes se trouvent généralement autour des plastes, parfois on les observe au-dessus de ceux-ci de telle sorte qu'ils donnent l'aspect de s'y trouver inclus.

Les cellules épidermiques sont dépourvues de ces globules ou on les trouve très rarement.

Dans la région infectée nous constatons que les globules huileux deviennent beaucoup plus nombreux et en même temps plusieurs globules viennent au contact et se fusionnent en globules plus gros dans les cellules voisines du parasite.

L'action du parasite, malgré que ce n'est pas une action de contact envers les cellules plus profondes, agit tout de même à distance, en provoquant la formation assez abondante des graisses. Celles-ci, s'agglomèrent dans les cellules épidermiques au contact du mycélium, en gros globules graisseux qui finissent par se résoudre en fines granulations pour passer ensuite du cytoplasme de ces cellules aux cellules mycéliennes dans l'asque et de là dans les spores.

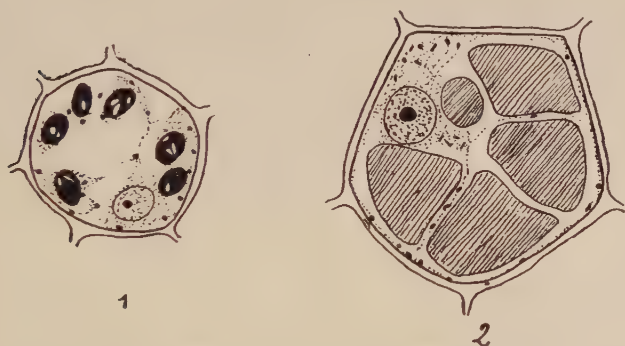



Fig. 28. — 1. Structure normale d'une cellule du mésophylle. 2. Cellule parasitée où l'on voit : une hypertrophie cellulaire, disparition de plastes, les cytosomes transformés en courts bâtonnets moins chromatiques, gros noyau et de grosses vacuoles qui remplissent la cavité cellulaire.

En somme, les cellules épidermiques qui se trouvent en contact direct avec les cellules du champignon jouent le rôle de véritables réservoirs, renfermant les substances nécessaires à la nutrition du parasite ; les graisses et l'amidon (fig. 27).

Les graisses se trouvent localisées à la périphérie de la cellule dans la couche du cytoplasme, tandis que l'amidon forme des masses au milieu de la cellule. Le reste de la cel-

lule est occupé par une vacuole en réseau le plus souvent, parfois elle est arrondie et cache le noyau hypertrophié.

Les cytosomes deviennent très rares, parfois ils ne sont pas du tout visibles.

## **Exoascus Crataegi** (Fuck) Sadeb.

La maladie produite par ce champignon est reconnaissable aux taches verdâtres ou rougeâtres que l'on constate sur les feuilles des Aubépines (*Crataegus oxyacantha* L.). Il arrive cependant, qu'on puisse les confondre avec les taches dues aux piqûres d'insectes ; pourtant, dans ce cas comme dans celui de l'*Exoascus deformans*, l'aspect poussiéreux produit à un moment donné qui correspond aux fructifications du champignon, fait aisément distinguer la première de la seconde.

Cette espèce trouvée dans la vallée de Chevreuse est très facile à fixer par fixateurs ordinaires lesquels nous ont donné de bons résultats.

### Structure du champignon.

Le parasite se localise entre la cuticule et les cellules de l'épiderme supérieur. Le mycélium est constitué de filaments très ramifiés qui s'étendent beaucoup sur la surface de la feuille, constituant une couche, qui couvre l'épiderme sur une large étendue (fig. 29).

Ces filaments sont cloisonnés et les cloisons sont beaucoup plus épaisses que la membrane du champignon.

Nous avons réussi à colorer le mycélium par le bleu coton après action prolongée de l'acide lactique ainsi que par la benzoazurine, occasionnellement.

Les cellules qui composent le mycélium sont courtes et

possèdent chacune deux beaux noyaux dont la structure sera décrite tout à l'heure. Ces jeunes cellules, renferment un cytoplasme à petites vacuoles arrondies avec quelques endochromidies ; les cytosomes localisés surtout sur les parois cellulaires y sont très beaux et assez nombreux. Dans l'asque, le protoplasme condensé autour du noyau, s'étend jusqu'aux parois de celui-ci, sous forme de trabécules plus ou moins fines qui délimitent des vacuoles plus ou moins

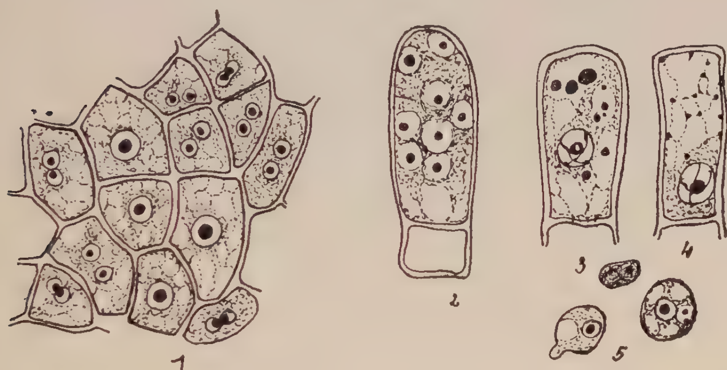



Fig. 29. — 1. Couche compacte formée par les cellules mycéliennes sous la cuticule ; on y voit des cellules à deux noyaux, des noyaux en fusion et des cellules à un gros noyau. 2. Asque montrant la formation de spores. 3. Le vacuome et 4 le cytome dans l'asque. 5. Spores.

grosses. Il est intéressant de signaler que dans ces vacuoles les endochromidies atteignent parfois une dimension considérable dont le volume dépasse de beaucoup celui du nucléole (fig. 29).

### Evolution nucléaire.

*Mycélium.* — Nous venons de dire que les cellules mycéliennes sont binucléées. Les noyaux sont pourvus chacun d'un nucléole très coloré, au centre du nucléoplasme, qui contient quelques corps chromatiques. Le noyau possède encore une membrane nucléaire distincte.

Vues de face, beaucoup de ces cellules montrent leurs noyaux en division. Cette division se fait simultanément et elle est une division mitotique. Les mitoses sont à deux chromosomes d'abord : le fuseau et les centrosomes sont facilement visibles ; les chromosomes se divisent longitudinalement à la métaphase, constituant ainsi quatre chromosomes, en forme de petits bâtonnets ; ceux-ci sont parallèles entre eux deux par deux ; ils sont très distincts à l'anaphase où ils forment ensuite deux masses homogènes. Aussitôt que les deux noyaux se sont formés une cloison ne tardera pas à séparer les deux cellules binucléées. Bientôt une nouvelle division et un nouveau cloisonnement, produisent progressivement, l'augmentation du nombre des cellules mycéliennes (Voir fig. 1, 2, 3, pl. I B).

*Asques.* — Les asques naissent suivant le processus ordinaire ; les cellules binucléées ne tardent pas à fusionner leurs noyaux en un noyau sexuel. Ces noyaux se rapprochent jusqu'à arriver en contact, ils se soudent à ce point et la membrane qui les sépare se résorbe.

Après la fusion, le volume du noyau s'accroît considérablement, le nucléole en fait autant (fig. 29).

Cette cellule qui représente la cellule-mère de l'asque se développe en une papille qui perce la cuticule ; bientôt elle deviendra un asque cylindrique qui mesure à peu près 24-39 $\mu$ × 8 $\mu$.

Peu à peu le contenu de l'asque tend se ramasser dans la partie supérieure laissant une cellule basilaire ; cependant, dans bien des cas cette différenciation n'a lieu qu'après la formation des spores.

Quant à la formation de ces spores, Sadebeck a indiqué la présence d'une karyokinèse mais il s'est contenté de signaler le fait sans avoir donné de détails.

L'asque adulte contient un noyau situé surtout vers sa base. Ce noyau présente alors de nombreux filaments chromatiques et un nucléole de taille moyenne.

Cette espèce présente sensiblement les mêmes phénomènes nucléaires que les précédentes.

Le noyau se divise par mitose ; en même temps que la membrane nucléaire et le nucléole disparaissent, un fuseau transversal s'organise entre deux centrosomes bien nets, tandis qu'au centre se groupent les deux chromosomes ; ceux-ci deux fois plus gros que dans les cellules végétatives, se séparent pour se rendre à l'anaphase au voisinage des chromosomes où ils réorganisent deux noyaux qui ne tarderont pas à se diviser de nouveau. Le fuseau transversal dans la première mitose, peut être oblique ou transversal lors de divisions suivantes et il porte toujours deux petits chromosomes si rapprochés parfois qu'on croirait qu'il n'y en a qu'un seul. Les huit noyaux ainsi formés, le cytoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour constituer les spores correspondantes (Voir fig. 4, 5, 6, 7, pl. I B).

*Spores*. — Les spores en nombre de huit par asque, sont à peu près sphériques. Elles présentent une dimension de 4, 5 μ. Les caractères histologiques sont les mêmes comme dans les autres espèces. Les spores germent par bourgeonnement dans l'asque de sorte qu'à un moment donné celui-ci est rempli de spores qui diffèrent des spores-mères par leur forme et leur taille plus petite.

Chaque spore reçoit un noyau de la spore-mère ; son noyau se divise sans que nous ayions pu suivre le processus de cette division. Toutefois, considérant les espèces précédentes nous avons des raisons de croire que celle-ci s'opère de la même façon.

### Action sur l'hôte.

Quant à l'action du parasite sur les tissus de l'hôte nous allons en résumer rapidement les faits saillants.

Bien que l'hypertrophie ne soit pas visible à l'œil elle n'en est pas moins évidente dans l'intérieur du tissu.

En effet, la réaction consiste simplement dans une hypertrophie, affectant spécialement les cellules épidermiques et un cloisonnement qui s'effectue seulement à la partie supérieure de la première palissade.

Les cellules se cloisonnent pour donner naissance à d'autres éléments. Pendant ces cloisonnements, les noyaux se divisent sans que nous ayions vu précisément la manière dont se fait cette division. Il nous semble bien cependant, selon quelques aspects, que celle-ci se fait mitotiquement. Dans les cellules épidermiques les noyaux sont presque toujours cachés par la grosse vacuole qui remplit toute la cavité cellulaire ; parfois il y en a deux ou trois dont le contenu d'un jaune-brunâtre, forme plutôt une masse homogène. Enfin, on rencontre souvent le cas où la cellule qu'elle soit épidermique ou parenchymateuse, renferme une vacuole à contenu central homogène tandis qu'autour d'elle il y a une quantité d'endochromidies de diverses tailles chez lesquelles la forme sphérique prédomine (fig. 30).

Des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau montrent une grande abondance d'anthocyane qui s'accumule surtout dans les cellules épidermiques et qui apparaissent colorées d'un très beau rouge rosé.

Outre l'accumulation d'anthocyane dans ces éléments épidermiques, ceux-ci étant intéressés le plus directement par le parasite, s'épuisent de bonne heure ; leur cytoplasme très peu abondant ne forme qu'une faible couche pariétale qui finit elle-même par disparaître.

Dans certaines cellules où le noyau est rejeté sur le côté par la vacuole, le cytoplasme ne présente qu'un faible amas autour de celui-ci. Par contre, les cellules sous-jacentes conservent à peu près tous leurs éléments cytoplasmiques ; il y a, tout d'abord, une persistance marquée de la chlorophylle et de l'amidon, malgré l'effet du parasite.

Les chloroplastes conservent leur structure normale, ils n'augmentent ni leur volume ni leur nombre. Au contraire,

à la suite du cloisonnement des cellules palissadiques, le nombre des chloroplastes est diminué par cellule ; en même temps, on constate, que les plastes montrent une tendance évidente de se grouper au voisinage du noyau (fig. 30).

Cependant, leur forte colorabilité par l'hématoxyline dans les cellules saines, est beaucoup amoindri dans les cellules affectées. Il en est de même pour les autres inclusions cytoplasmiques ; les cytosomes. Ceux-ci, sphériques et très chromatiques dans les cellules normales, quoiqu'ils maintiennent généralement leur forme, se colorent ensuite très peu ; il y a même des cas où on les distingue à peine. Enfin, les membranes cellulaires se trouvent épaissies à côté de l'épiderme.




Fig. 30. — 1. Cellule épidermique avec une grosse vacuole au centre, entourée de petites vacuoles. Noyau avec plusieurs nucléoles. 2. Cellule où les plastes se trouvent d'un côté, au voisinage du noyau ; les mitosomes très visibles. 3. Cellule riche en vacuoles, les cytosomes ne sont pas visibles.

## **Taphrina Alni-incanae** Kühn

Nous avons récolté cette espèce pendant l'été de 1925 à Barèges sur les chatons femelles d'*Alnus glutinosa* L. ; les échantillons ont été fixés sur place dans divers fixateurs.

L'examen vital a été réalisé sur du matériel frais trouvé

au commencement de l'été de 1926 à Valangoujard, route d'Arronville. Ce champignon attaque les carpelles de l'Aulne produisant leur hypertrophie, qui conduit à la transformation de chacun de celui-ci, en une poche creuse, allongée, irrégulière, d'une couleur verte au début et ensuite rougeâtre à la surface de laquelle se produisent en couches compactes, les asques.

En même temps le parasite attaque aussi les écailles en produisant de grandes déformations.




Fig. 31. — En haut, schéma d'une fleur normale d'Aulne, *st.* = stigmates, *sty.* = style, *ov.* = ovaire, *éc. l.* = écailles latérales, *éc. m.* = écaille médiane En bas, un chaton ♀ atteint. *c* = carpelle et *e.* écailles hypertrophiées (grand. nat.).

Il y a certains auteurs qui croient seulement à l'hypertrophie des carpelles, d'autres au contraire constatent la déformation des écailles. Cependant, nos observations concordent avec celles de Guttenberg. En effet; nous avons constaté que la présence du parasite amène à la fois l'hypertrophie de ces deux éléments, de plus, nous pouvons ajou-

ter que l'écaille médiane devient par contre rudimentaire,

Quant aux autres éléments floraux, le style et le stigmate. ils se flétrissent pour disparaître complètement.

On sait que les chatons femelles sont constitués d'une large écaille (écaille médiane) qui porte à la face inférieure regardant l'axe du chaton deux fleurs (carpelles) composées chacune d'un ovaire surmonté d'un style court divisé en deux branches, les stigmates. Chaque carpelle est accompagné de deux écailles latérales (fig. 31).

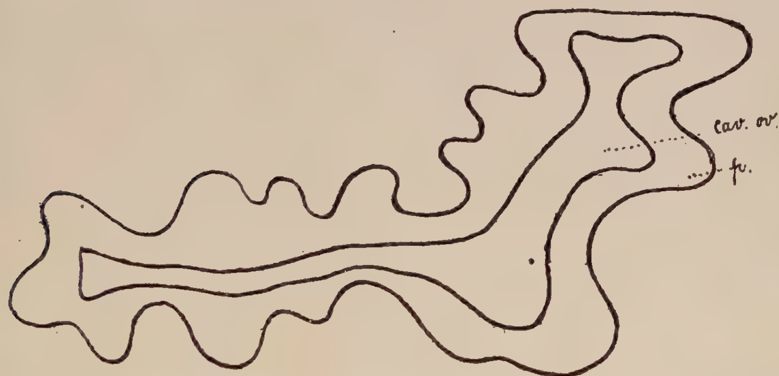



Fig. 32. — Section transversale d'un carpelle hypertrophié : on y voit la cavité ovarienne et la paroi du carpelle présentant des plis.

Le mycélium hibernant dans les rameaux pénètre au moment de la floraison dans les fleurs qu'il rend stériles.

Nous avons déjà dit que les organes affectés présentent des hypertrophies ; en effet, un carpelle infecté montre un allongement exagéré, en même temps ses parois s'épaississent trois ou quatre fois au delà de l'état normal. La proportion est plus grande en longueur où les carpelles peuvent atteindre aussi de grandes surfaces.

Ces phénomènes s'expliquent par la multiplication des cellules de leur tissu, multiplication suivie d'un cloisonnement qui s'effectue dans plusieurs sens. Généralement, un cloisonnement parallèle, est suivi, sinon, accompagné d'un

cloisonnement parallèle à l'épiderme. A la suite de ce développement exagéré, le carpelle présente des plissements sur la surface de sorte que dans une coupe transversale on distingue au centre la cavité ovarienne vide délimitée par les parois épaissies qui montrent des renflements plus ou moins exagérés qui ne sont rien de moins que les plissements de la surface (fig. 32).

### Morphologie et histologie du thalle.

C'est entre la cuticule et les cellules épidermiques que le thalle de ce champignon se localise de préférence.

Ce thalle est constitué de filaments qui se ramifient de bonne heure d'une façon plus ou moins régulière ; en même temps ces filaments sont eux-mêmes très irréguliers dans leur diamètre et la longueur de leurs articles.

Lorsqu'on examine une coupe transversale pratiquée dans un carpelle, qui est l'organe qui nous intéresse le plus, on constate que les cellules mycéliennes qui composent les filaments, montrent une tendance très accentuée à se loger dans les dépressions qui séparent les cellules épidermiques, de sorte que nous pouvons dire que le champignon se trouve en sa conformation sous la dépendance de cellules épidermiques. Vus de face, les filaments mycéliens forment une couche sous-cuticulaire quasi-continue qui fréquemment décolle la cuticule et l'on voit alors les cellules épidermiques qui apparaissent irrégulièrement comme une série de dents, dans une coupe transversale.

Il y a, en outre, un fait remarquable à constater qui a lieu d'ailleurs dans des cas extrêmement rares : il se produit une dislocation de cellules épidermiques de façon qu'un espace suffisant permet à un ou plusieurs filaments mycéliens de pénétrer au-dessous de cellules épidermiques de sorte que ce thalle deviendra accidentellement interne. Enfin, il se

présente de temps à autre, des cas, où deux plis de la surface se trouvent placés côte à côte, ils viennent au contact, presque au point, où les filaments mycéliens qui arrivent à être voisins, se touchent, pour former une masse de cellules mycéliennes.

Nous avons dit que les filaments sont cloisonnés ; les cloisons séparent des articles plus ou moins allongés. Nous avons réussi à colorer la membrane de ce champignon, après de nombreux essais, par le bleu coton et la benzoazurine.

Les cellules mycéliennes sont bourrées d'un protoplasme abondant finement granuleux, au centre duquel se trouve deux noyaux nucléés et une quantité considérable de très beaux cytosomes sphériques. Bien que le protoplasme délimite parfois de petites vacuoles, les corpuscules métachromatiques sont beaucoup moins nombreux que dans les cellules ascogènes et dans les asques.

Il est à noter que dans les cellules ascogènes ces corpuscules métachromatiques se groupent spécialement autour du noyau et présentent des tailles assez grosses (ils atteignent parfois la dimension du nucléole) tandis que dans l'asque ils sont dispersés partout et précipités dans des vacuoles plus ou moins grandes. Dans les asques les cytosomes sont disposés sur les parois et dans les mailles formées par le cytoplasme qui devient réticulé (fig. 33).

### Cytologie du champignon.

Cette espèce n'a pas été étudiée jusqu'ici au point de vue cytologique. Fisch étudia l'évolution nucléaire dans une espèce qu'il a nommée *Ascomyces endogenus* Fisch, récoltée sur les feuilles d'Alnus glutinosa. Cette espèce se rapproche par l'absence de la cellule basilaire de l'asque, de *Taphrina Alni incanae.*

Notons seulement que dans ses recherches, Fisch, bien qu'il ait signalé des phénomènes karyokinétiques, ne semble

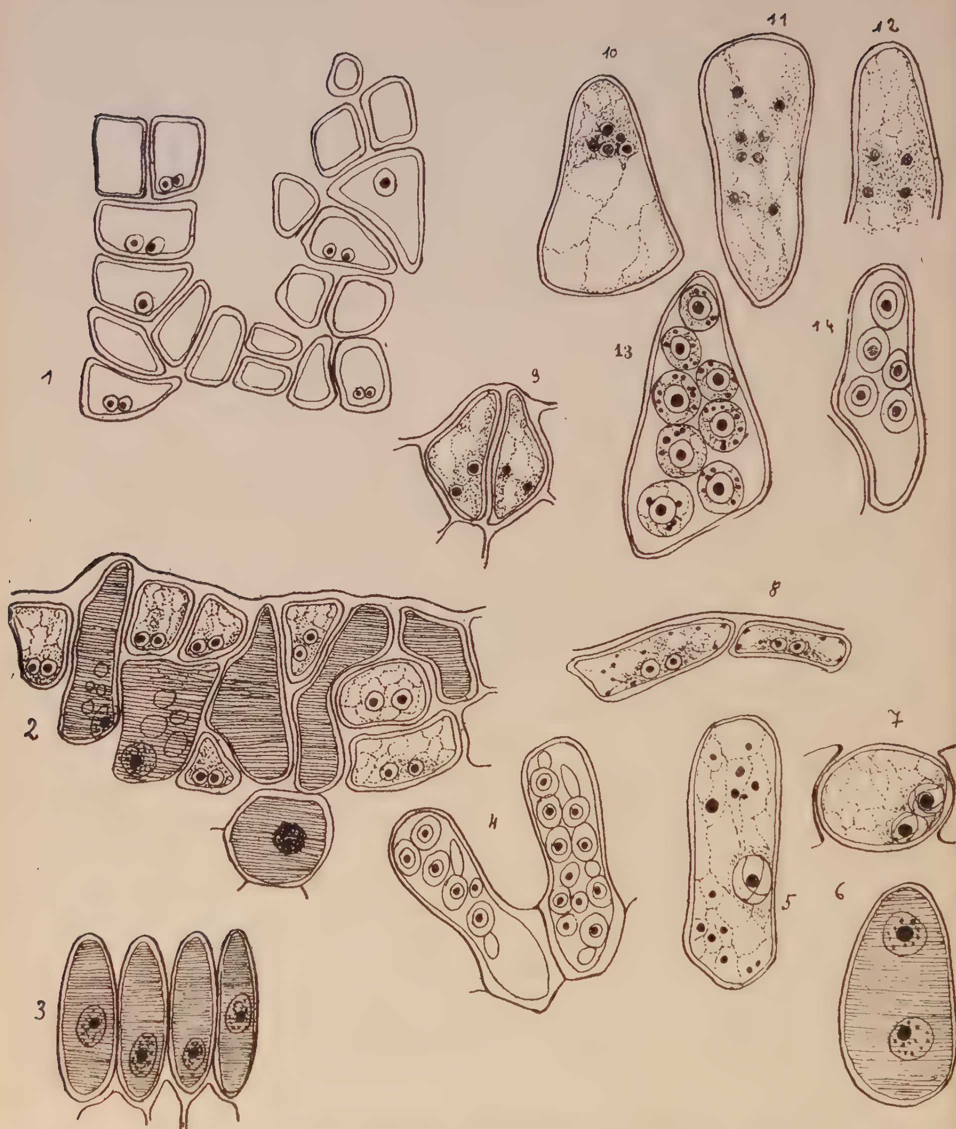



Fig. 33. — 1. Couche compacte de cellules mycéliennes à la surface de l'épiderme. 2. Section dans un carpelle montrant la disposition des cellules mycéliennes envers les cellules de l'hôte. Les filaments mycéliens peuvent devenir parfois internes ; les cellules épidermiques sont remplies d'une grosse vacuole qui cache le plus souvent le noyau. 3. Cellules épidermiques apparaissant comme une série de dents. 4. Asques renfermant des spores en bourgeonnement. 5. Le vacuome dans l'asque. 6. Celules épidermiques dont une grosse vacuole laisse voir par transparence deux noyaux. 7. Cellule ascogène avant la fusion nucléaire. 8. Cellules mycéliennes avec de beaux cytosomes. 9. Cellules mycéliennes aussitôt après les divisions nucléaires : une paroi sépare les cellules avant que les noyaux réorganisent leurs éléments. 10. Asque avec cinq petits noyaux. 11 et 12. Asques aussitôt après les divisions nucléaires. 13. Structure des spores à l'intérieur de l'asque. 14. Asque renfermant cinq spores.

pas avoir donné aux figures qu'il expose, la précision désirable. Il donne de larges fuseaux à nombreux filaments qui rappellent ceux d'une mitose de Phanérogames sur lesquels les chromosomes très gros sont en nombre variable.

Il est très probable que ces résultats insuffisants reposent sur des observations faites sur du matériel mal fixé ou ma coloré.

Quant à nos observations, l'étude de cette espèce, nous a donné un des meilleurs résultats concernant les phénomènes nucléaires.

*Mycélium.* — Les cellules qui composent le mycélium sont normalement binucléées. Les noyaux très beaux sont placés côte à côte ; dans ceux-ci on distingue un très gros nucléole et quelques granulations chromatiques réunies par un filament très fin. La membrane nucléaire est nettement visible.

Ces deux noyaux se divisent simultanément pour procurer des noyaux à d'autres cellules mycéliennes.

De nombreuses et belles images de mitose, nous ont fourni des résultats très précis.

En effet, après une désorganisation de la substance chromatique et après la disparition du nucléole on voit apparaître deux beaux fuseaux très nets portant chacun un centrosome à ses extrémités et deux chromosomes au centre. Cette espèce comme l'*Exoascus deformans* et l'*Exoascus Insititiae*, nous a fourni les centrosomes les plus nets ! Les chromosomes se divisent chacun, à la métaphase, longitudinalement en deux chromosomes de sorte qu'on peut facilement compter quatre chromosomes à la plaque équatoriale. Ces chromosomes, qui se présentent sous forme de courts bâtonnets, s'étirent en s'éloignant deux par deux vers les pôles, se réunissent au voisinage du centrosome en deux masses uniformes, reliée sencore par un faible axe achromatique. Après la formation de ces noyaux-fils, chaque groupe de deux noyaux est bientôt isolé à l'aide d'une cloison longitu-

dinale de sorte que nous n'avons jamais vu de cellules plurinucléées.

Les nouveaux éléments ainsi formés se divisent à leur tour, suivant la même manière (fig. 1, 2, 3, pl. II, C).

*Asques.* — Le noyau sexuel de l'asque qui procure les noyaux des spores, se forme par la fusion de deux noyaux renfermés dans la cellule binucléée. Les détails de cette fusion sont très intéressants à donner.

Les noyaux en question se rapprochent jusqu'à ce qu'ils deviennent voisins, leurs nucléoles deviennent excentriques de sorte qu'il y a d'abord un mélange de filaments chromatiques tandis que les nucléoles au bout d'un certain temps se réunissent aussi en un seul.

Le noyau secondaire ainsi formé possède donc quatre chromosomes (fig. 4, 5, 6, pl. II, C).

Peu à peu il s'accroît jusqu'à acquérir une taille considérable ; il possède alors un gros nucléole au milieu d'un nucléoplasme dense et un filament très chromatique et plus épais que celui des noyaux primaires.

En même temps la cellule s'allonge pour devenir asque. Dans leur minimum de développement les asques mesurent 40-45 $\mu \times 10\,\mu$. Ils sont dépourvus de cellule basilaire. Le noyau occupe généralement le milieu, parfois on le trouve à la base de l'asque.

Il est très intéressant à noter que dans cette espèce comme dans l'*Exoascus deformans*, nous avons souvent remarqué la présence d'un corps sphérique, placé au pôle supérieur du noyau et parfois même deux corps occupant les deux pôles du noyau. Il est probable que le premier corps se divise à un moment donné en deux, car, dans bien des cas nous avons trouvé ces deux corps placés côte à côte. De plus, ces corps ne se voient que sur des préparations colorées à l'hématoxyline et même, dans celles-ci, on ne les trouve pas toujours. Dans ce cas comme dans l'autre nous ne pouvons pas nous

prononcer sur leur nature et par conséquent il nous est difficile de les déterminer, vu leur inconstance.

Toutefois, sans avoir la prétention d'établir le moment de l'apparition de ces deux corps chromatiques, il nous semble cependant, que celle-ci a lieu dans un stade très jeune de l'asque car nous avons trouvé ces corps même dans les cellules ascogènes jeunes (fig. 7 et 8, pl. II, C).

Après la formation du noyau sexuel de l'asque, celui-ci ne reste pas longtemps en repos. Il entre en division qui commence par la fragmentation du filament chromatique, et ensuite par l'apparition d'un fuseau bien apparent plus ou moins oblique, à chaque extrémité duquel se voit un centrosome ; le centre du fuseau est occupé par deux chromosomes. A ce stade le nucléole est complètement disparu.

Plus tard, chaque chromosome, deux fois plus gros que celui des cellules mycéliennes, remonte vers les pôles pour former une masse chromatique qui masque le centrosome.

Après la formation de deux noyaux-fils, une nouvelle division suit la première : les axes des fuseaux n'y présentent pas une orientation constante. Il en est de même pour la troisième mitose. Tous ces fuseaux, très nets, portent chacun deux chromosomes équatoriaux plus petits que ceux de la première mitose et un centrosome à chacune des extrémités (fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, pl. II, C).

Les huit noyaux ainsi formés passent ensuite à l'état de repos ; ils constituent les noyaux de huit spores qui se forment aux dépens du cytoplasme de l'asque.

Cependant, il y a des cas où l'asque ne renferme qu'un nombre de spores inférieur à huit. Ces anomalies qui d'ailleurs se présentent dans beaucoup d'autres espèces, sont dues à des divisions irrégulières du noyau de l'asque.

*Spores*. — Les spores arrondies à 5 μ de taille peuvent germer à l'intérieur de l'asque par bourgeonnement ; chaque bourgeon qui va devenir une spore nouvelle reçoit un noyau de la spore-mère. Le noyau de cette dernière se divise mito-

tiquement en deux noyaux. Nous avons nettement observé les mitoses dans les spores renfermées dans l'asque ; un fuseau net, portant à son équateur une petite masse de chromosomes (il nous semble avoir pu discerner deux petits bâtonnets, (fig. 16, pl. II C).

La structure histologique de la spore est la même ; un cytoplasme granuleux creusé de petites vacuoles qui contiennent des endochromidies et un noyau au centre de la spore. Par la formation du bourgeon une partie d'endochromidies passe dans celui-ci et la nouvelle spore présentera la même structure que la spore-mère (fig. 33).

### Modifications histologiques.

Nous avons indiqué, déjà, les intéressantes modifications morphologiques que l'hôte subit sous l'action parasitaire.

Nous avons dit, en effet, que l'hypertrophie des organes intéressés est due aux cloisonnements actifs des cellules et en même temps à leur accroissement. Pendant tous ces phénomènes, les noyaux qui gagnent en volume et surtout en chromatine, se divisent activement par mitose ; nous avons rencontré très fréquemment de très belles figures karyokinétiques ; ces noyaux accumulent une grande quantité de chromatine pour la formation des chromosomes.

Il arrive assez souvent que les noyaux soient réduits à des petits noyaux fusiformes à cause des vacuoles qui se forment dans ces cellules. Lorsqu'on examine une coupe transversale ou même longitudinale dans les deux organes intéressés, carpelle et écaille, on constate l'existence de deux sortes de cellules dans leurs tissus ; on y trouve des cellules où toute la cavité cellulaire est remplie d'une solution précipitée ou non d'un très beau jaune orange qui se colore fortement en rouge ou en bleu, par les colorants spécifiques, le rouge neutre et le bleu de crésyl dans l'examen vital.

Dans des coupes montées simplement dans l'eau, beaucoup

de ces cellules renferment de grosses vacuoles qui contiennent une solution rosée due au pigment anthocyanique qui donne la couleur rougeâtre aux organes affectés.

On trouve en outre de petits cristaux d'oxalate de Ca qui disparaissent dans les préparations aussitôt qu'elles passent dans l'alun de fer. Enfin, les fixateurs peuvent provoquer la précipitation du contenu des vacuoles et cette précipitation a lieu sous divers aspects et différentes tailles ; quant à leur forme elle est très variée : allongée, sphérique, en cordons plus ou moins longs, en rosette, etc...

Il est à remarquer que dans les cellules qui entourent les faisceaux vasculaires, le chromidium reste presque homogène, conservant une teinte jaunâtre très claire au centre de la cellule, alors que les endochromidies qui entourent cette vacuole centrale, montrent une belle couleur orange. Enfin, d'autres cellules présentent un chromidium peu dense précipité en une sorte de réseau.

Dans beaucoup d'autres cellules le vacuome est très réduit ; ces cellules possèdent un cytoplasme finement granuleux qui renferme une quantité assez grande de cytosomes sphériques ou allongés en bâtonnets plus ou moins courts.

Fréquemment les cytosomes s'assemblent au centre de la cellule ou ils sont dispersés dans les trabécules cytoplasmiques.

Enfin, le plastidome représenté par des chloroplastes à peu près sphériques dans les cellules du tissu de l'écaille, et, des chloroplastes allongés, des *mitoplastes*, dans le tissu du carpelle, subit des modifications analogues à celles produites dans d'autres cas. Il y a donc une transformation progressive des chloroplastes en amyloplastes et finalement une dissociation de ceux-ci en grains d'amidon qui forment un amas autour du noyau. Généralement, il n'y a qu'une sphérule amylacée qui se forme dans le chloroplaste ; la sphérule augmente de volume jusqu'à envahir tout le plaste

qui se transforme en un grain d'amidon ; les grains d'amidon montrent des volumes souvent très supérieurs, parfois ils sont très petits (fig. 34).

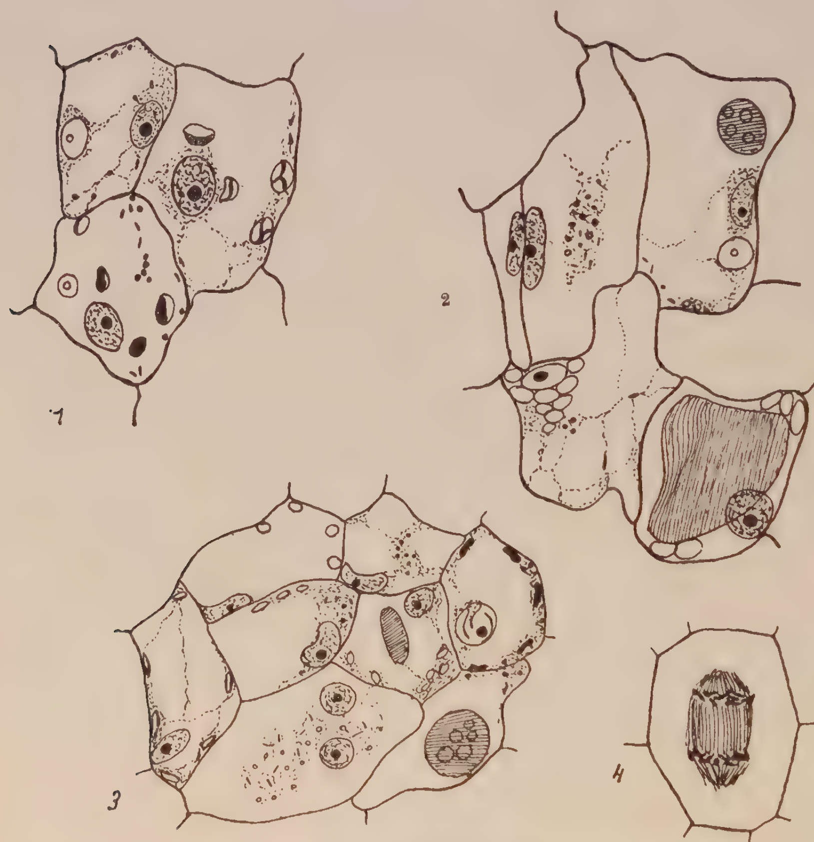



Fig 34. — 1. Cellules du tissu de l'écaille montrant les chloroplastes transformés en amyloplastes, des cytosomes sphériques et en bâtonnets sur les trabécules cytoplasmiques. 2. Un stade plus avancé : les grains d'amidon se groupent soit autour du noyau, soit ils sont poussés à la périphérie de la cellule par une grosse vacuole. Dans la cellule d'en haut on voit les cytosomes transformés en gros vésicules. 3. Les mêmes phénomènes se passent dans le tissu du carpelle. 4. Noyau en mitose.

Quant aux faisceaux, ceux-ci semblent bien multiplier leurs éléments et nous avons souvent rencontré les noyaux de cellules de l'endoderme ou de cellules libériennes, en

mitose. Sur la structure anatomique des faisceaux nous n'insisterons pas car elle a été bien étudiée par von Guttenberg.

Nous croyons qu'il est intéressant de signaler l'abondance en vacuoles des cellules de l'endoderme, du péricycle et même des cellules libériennes qui contiennent, en outre, un cytoplasme très riche en cytosomes sphériques et spécialement en longs bâtonnets (fig. 35).



Fig. 35. — Section longitudinale dans un faisceau du carpelle montrant les cellules de l'endoderme riche en chromidies ; dans les cellules du péricycle on voit de gros grains d'amidon et hyle central.

Enfin, il est très caractéristique, le contour des cellules qui devient tout à fait irrégulier ; il se montre comme une ligne formée d'une succession de sinuosités à contours plus ou moins faibles.

## **Exoascus Insititiae** Sadeb.

Nous terminerons cette étude avec un champignon assez caractérisé par les déformations qu'il produit sur la plante hospitalière.

Cette espèce récoltée dans le Lot-et-Garonne sur du Prunier d'Ente (*Prunus Insititiae* L.) produit des balais de sorcière qui se reconnaissent facilement par l'hypertrophie et par la couleur verte très pâle des pousses affectées. En même temps les feuilles sont épaissies et présentent un aspect luisant. Ces échantillons ont été fixés dans divers fixateurs et les résultats obtenus sont saitsfaisants à tous les points de vue ; en même temps, l'intérêt est d'autant plus grand, que nous n'avons pas, jusqu'à l'heure actuelle, d'autres recherches concernant l'étude cytologique de cette espèce.

### Structure du champignon.

Nous pouvons parfaitement comparer le développement de ce champignon à celui de l'*Exoascus deformans*. Le thalle comprend deux parties : une partie interne localisée au sein des parenchymes vertes et une partie superficielle logée sous la cuticule.

Dans des coupes faites à la main, nous avons coloré le champignon avec la roseazurine et la benzoazurine en un bain alcalin après l'action de la potasse.

Le mycélium de ce champignon est formé de filaments qui rampent çà et là dans le tissu de la feuille suivant les dépressions intercellulaires. Il convient de remarquer la tendance du mycélium de s'orienter toujours vers la surface de la feuille pour gagner la couche superficielle. En effet, une coupe transversale, montre nettement ces filaments cheminant entre les cellules de la plante nourricière et en se

dirigeant vers l'épiderme supérieur pour pénétrer ensuite entre les cellules de celui-ci et s'installer sous la cuticule, où les filaments continuent à se ramifier dans toutes les directions. Chaque ramification s'allonge et se ramifie à son tour de sorte que le thalle aura une surface d'exploitation assez longue.

Le mycélium se montre sous l'aspect d'un tube mycélien de faible diamètre. Il en est d'ailleurs presque toujours ainsi au début, mais au fur et à mesure qu'il se développe il gagne en diamètre en grossissant plus ou moins.

Les filaments sont composés d'articles, quelques-uns longs, d'autres plus courts (fig. 36). Ces articles sont séparés

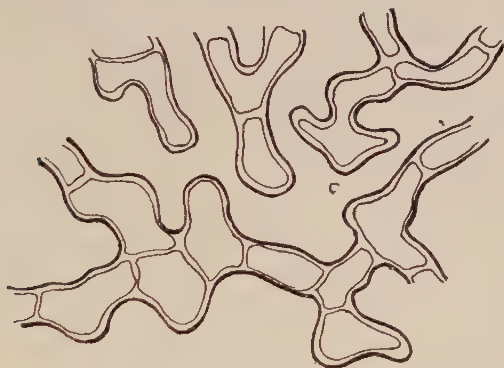



Fig. 36. — Disposition des filaments mycéliens à la surface de la feuille.

par des cloisons. Dans la couche superficielle les cellules mycéliennes sont généralement très courtes et renflées, presque arrondies. Dans un stade plus avancé beaucoup de ces cellules vont se transformer en papilles qui font saillie en perçant la cuticule pour devenir asques. Les asques cylindriques à leur maximum de développement mesurent 25-10 $\mu$. Ils montrent à leur base une cellule presque vide qui se forme pendant les divisions nucléaires, c'est-à-dire dans un stade jeune de l'asque. Les cellules mycéliennes renferment ordinairement deux noyaux; toutefois, il arrive souvent le cas où

le nombre de ceux-ci est supérieur à celui de deux. Ces cellules renferment un cytoplasme riche en petits cytosomes sphériques et uniformes, disposés sur les parois cellulaires, tandis que le reste du cytoplasme est bourré de granules plus ou moins gros colorés en noir par l'hématoxyline ; ce sont les endochromidies qui se réunissent plusieurs dans l'asque, en une grosse endochromidie en rosette ; parfois



Fig. 37. — 1. Cellule mycélienne montrant les cytosomes qui, dans cette espèce, sont très gros. 2. Cellule ascogène avec endochromidies. 3. Cellules mycéliennes binucléées, fusion de deux noyaux et cellules ascogènes avec un gros noyau. 4 et 5. Asques après la première et la seconde division. 6. De grosses endochromidies dans un asque. 7. Le vacuome dans une spore.

on trouve deux ou trois endochromidies dans la vacuole (fig. 37).

### *Evolution nucléaire.*

*Mycélium.* — Les cellules mycéliennes qui composent les filaments possèdent deux noyaux assez gros à membrane nucléaire nette, un nucléoplasme avec quelques filaments chromatiques et un nucléole très coloré.

Ces noyaux se divisent par mitose et les figures observées dans le thalle végétatif de ce champignon sont aussi belles et nettes que celles offertes par *l'Exoascus deformans*.

La figure 1, planche III C montre ces noyaux en division : à la métaphase on constate deux fuseaux très nets avec un centrosome à chaque pôle. Il est à rappeler que dans cette espèce comme dans d'autres, les mitoses ont lieu simultanément. Au centre du fuseau, à la plaque équatoriale, on distingue très bien quatre chromosomes sous l'aspect de quatre petits bâtonnets parallèles entre eux, deux par deux. Dans un stade plus avancé, les chromosomes s'éloignent deux à deux pour se porter vers les deux pôles où ils se réunissent en deux masses homogènes restant quelque temps encore unies par un fuseau achromatique.

Bientôt il se forme quatre noyaux qui vont se répartir par une cloison en deux cellules à deux noyaux lesquels se diviseront plus tard, à leur tour.

*Asques*. — Si on examine une coupe au microscope on remarque dès le premier abord l'abondance des asques. Ces asques possèdent un noyau sexuel qui se constitue comme dans d'autres cas. Les deux noyaux végétatifs, au moment de la fécondation arrivent en contact, les filaments chromatiques se mélangent, les nucléoles se pénètrent (fig. 37).

Le noyau qui en résulte grossit considérablement. Il organise bientôt son nucléole qui montre une grande affinité pour les colorants ainsi que les filaments chromatiques qui se colorent fortement. La membrane nucléaire, elle aussi est très distincte. A ce moment on voit apparaître au pôle supérieur du noyau un corps sphérique ; nous n'avons pas vu si ce corps va se diviser pour former deux comme chez l'*Exoascus deformans* et *Taphrina Alni* (fig. 2, pl. III, C).

A un moment donné l'asque se prépare pour donner les spores ; le processus de cette formation ne diffère pas de celui que nous avons décrit pour d'autres espèces.

On constate tout d'abord que le contour du noyau devient irrégulier jusqu'à disparaître, tandis que dans le nucléoplasme la coloration des segments chromatiques est plus intense et ils semblent se grouper vers le pôle inférieur du

noyau. A ce moment le nucléole est encore visible. Plus tard ce dernier cesse d'être visible et à ce moment on voit apparaître un fuseau à deux centrosomes sur lequel on distingue facilement à la plaque équatoriale, deux gros chromosomes. Ultérieurement, ces chromosomes refluent vers les pôles pour organiser deux noyaux. Bientôt il se forme une seconde et ensuite une troisième mitose qui présentent les mêmes caractères que la première ; néanmoins, la différence consiste en ce que les chromosomes qui sont tellement rapprochés qu'on croirait qu'il n'y en a qu'un seul, sont deux fois plus petits qu'à la première division. Les huit noyaux-fils ainsi formés restent quelque temps entassés dans le cytoplasme de l'asque ; ensuite le cytoplasme de celui-ci se concentre autour d'eux pour organiser les spores (fig. 3-9, pl. III C).

*Spores.* — La spore arrondie à 3-5 μ de diamètre montre une membrane dépourvue de coloration propre et un cytoplasme qui délimite quelques petites vacuoles où les endochromidies sont bien colorées. Le centre de la spore est occupé par un noyau sphérique qui montre un nucléole très distinct (fig. 37). Les spores germent soit dans l'asque, soit sur la surface de la feuille.

Le noyau de la spore montre à un moment donné une désorganisation de la substance chromatique. qui finit par l'apparition d'un fuseau très net qui porte à son centre une masse de chromosomes qui ne laisse voir aucun détail.

Nous avons souvent recontré des spores à deux noyaux ; les mitoses dans les spores également.

Après la division du noyau il se forme un bourgeon qui reçoit un noyau de la spore-mère de sorte qu'une nouvelle spore se forme (fig. 10, pl. III C).

*Action sur les tissus.* — En ce qui concerne l'excitation exercée par le parasite sur les tissus de l'hôte, il résulte de nos observations, que toutes les cellules, celles de l'épiderme,

les cellules en palissade et même celles du tissu lacuneux, sont susceptibles d'être intéressées.

Elles subissent tout d'abord un cloisonnement qui s'effectue presque dans tous les sens; en même temps, les cellules s'accroissent dans les deux sens et il nous semble que cet accroissement est plus prononcé dans le sens tangentiel pour les cellules parenchymateuses tandis que dans l'épiderme, le diamètre vertical est celui qui s'exagère le plus.

Au-dessus des nervures il y a également hypertrophie cellulaire de sorte qu'en examinant une préparation, on constate, comme dans d'autres espèces, la disparition de toute trace de deux tissus variés. Il se forme un tissu homogène qui laisse voir parmi ces cellules hypertrophiées les filaments mycéliens qui tendent à gagner toujours les surfaces, de préférence celle supérieure où le parasite s'installe et fructifie.

Nous avons dit au début que les feuilles parasitées en dehors de l'hypertrophie, montrent aussi une décoloration assez sensible. Cette coloration est due aux chloroplastes qui, non seulement, ne suivent pas l'augmentation des cellules, mais encore voient leur nombre très diminué par cellule. Il y a des cellules à deux ou trois plastes seulement sinon un seul plaste comme dans bien des cas.

Par contre, les cytosomes très beaux et très abondants, sont localisés sur les parois et les trabécules cytoplasmiques dans les cellules épidermiques, alors que dans les cellules sous-jacentes ils montrent plutôt la tendance à se grouper au centre. Leur forme est allongée en bâtonnets plus ou moins courts. Cependant, quelques-uns conservent leur forme sphérique et se groupent au centre de la cellule où souvent ils deviennent vacuolaires (fig. 38).

Sur le même rameau, une région indemne montre des cytosomes sphériques uniformes, localisés autour des plastes ; ceux-ci, frappent par leur colorabilité intense, lorsqu'on les compare avec ceux d'une région affectée où ils perdent plus ou moins la propriété de colorabilité.

De même pour les plastes, très nombreux et très colorés dans la cellule saine, perdent aussi leur coloration.

Le vacuome montre à peu près les mêmes caractères que dans les autres espèces. La présence du parasite provoque une formation abondante de tannin dans les cellules épidermiques et celles sous-jacentes.




Fig. 38. — Section montrant des cellules hypertrophiées et les filaments mycéliens occupant les méats ; le mycélium, *my*, renferme de beaux cytosomes, Les cellules de la plante nourricière montrent une réduction du nombre des plastes tandis que les cytosomes se présentent sous forme de bâtonnet; plus ou moins longs, parfois ils sont vésiculeux. *n.* noyau en division ; cellule avec deux noyaux.

Enfin, le noyau à un ou deux nucléoles dans les cellules normales, s'accroît considérablement et accumule beaucoup de chromatine qui sert probablement à la formation des chromosomes. En même temps, leur contour devient irrégulier.

Pendant les cloisonnements cellulaires ces noyaux se divisent par mitose et nous avons rencontré tous les stades karyokinétiques. Quant à la membrane cellulaire elle montre

un faible épaississement ; sa structure reste toujours cellulosique et se colore très bien par l'hématoxyline.

Enfin, d'autres espèces d'Exoascées, *Taphrina Ulmi*, *Exoascus purpurascens*, et *Taphrina Celtis* nous ont été envoyées.

La fixation de ces échantillons étant donc faite quelques jours après la récolte, nous n'avons pas obtenu de bons résultats qui méritent d'être signalés. L'*Exoascus alnitorquus*, récolté à Barèges, montrant un stade très avancé, nous n'avons pu, non plus, suivre la formation des asques et des ascospores.

# DEUXIÈME PARTIE

## CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Sous ce titre nous allons résumer les principaux faits qui résultent de nos recherches sur quelques espèces d'Exoascées appartenant aux genres *Exoascus* et *Taphrina*, étudiées dans le présent mémoire.

Nous avons étudié les espèces suivantes : *Exoascus deformans, Exoascus betulae, Exoascus Pruni, Exoascus Crataegi, Exoascus Insititiae, Taphrina aurea, Taphrina Alni-incanae* et *Taphrina bullata.*

### Situation du thalle.

Dans la majorité des espèces étudiées le thalle est entièrement sous-cuticulaire. Les filaments mycéliens forment une couche parfois continue au-dessus de l'épiderme sans que les cellules qui les composent pénètrent entre les cellules épidermiques (*Exoascus betulae* et *Taphrina bullata*) ; dans d'autres espèces, *Taphrina aurea, Taphrina Alni-incanae* et *Exoascus Crataegi*, les cellules mycéliennes s'enfoncent entre les cellules épidermiques et en fin le thalle peut être différencié en un mycélium végétatif qui chemine entre les cellules du tissu de l'hôte sans jamais pénétrer dans celles-ci (absence complète de suçoirs) et un mycélium ascogène qui se localise sous la cuticule (*Exoascus deformans, Exoascus Pruni* et *Exoascus Insititiae*).

Dans la plupart de ces espèces le parasite s'installe de préférence sous la cuticule de l'épiderme supérieur ; néanmoins, contrairement à ce que disent les auteurs, la face inférieure peut être souvent attaquée comme la supérieure (*Exoascus deformans*, *Exoascus Insititiae*, *Exoascus betulae*).

Nous avons constaté ce cas, particulièrement, dans les jeunes feuilles attaquées de sorte que nous avons été conduite à conclure que cette localisation doit dépendre beaucoup de l'âge de la feuille; les jeunes feuilles, ayant des membranes plus facilement pénétrables, ou moins résitants à la substance digestive sécrétée par le mycélium, pendant la progression de celui-ci qui se fait plutôt par voie chimique, le long des parois cellulaires.

## Morphologie du thalle.

En général, le thalle qu'il soit intercellulaire ou sous-cuticulaire, est constitué de filaments mycéliens à un faible diamètre au début ; au fur et à mesure que le parasite avance en âge, son diamètre s'accroît ; enfin, pour explorer de grandes surfaces, de nutrition, il se ramifie, ordinairement, suivant toutes les directions.

Des coupes tangentielles et transversales pratiquées dans la région affectée, sont seules capables de nous renseigner sur les caractères morphologiques et histologiques du thalle.

Le mycélium ou thalle se compose de filaments rameux, cloisonnés à des articles plus ou moins allongés et dont les cloisons sont plus épaisses que la membrane propre du champignon.

*Membrane.* — Nous n'avons pas étudié spécialement la structure et la composition chimique de la membrane ; toutefois, nous nous contentons seulement de rappeler qu'elle est ordinairement colorable par la roseazurine, la benzoazurine et le bleu coton, tandis qu'elle reste incolore sous l'action de l'hématoxyline comme à l'état naturel.

*Cytoplasme.* — Dans les cellules jeunes le cytoplasme a une structure dense et presque homogène ; un peu plus tard celui-ci devient vacuolaire et va en se raréfiant.

*Vacuoles.* — Les cellules mycéliennes présentent un cytoplasme dense, creusé de toutes petites vacuoles sphériques dans les cellules jeunes tandis que dans les cellules plus âgées, ces vacuoles augmentent de volume de sorte que la structure du cytoplasme devient très vacuolaire. Les vacuoles renferment des précipitations métachromatiques sous forme d'*endochromidies* sphériques de diverses tailles et fortement colobrales par l'hématoxyline ferrique, dans les préparations fixées dans divers réactifs.

*Cytosomes.* — Outre les endochromidies, on distingue dans le cytoplasme des cellules mycéliennes, *les cytosomes*, petites boules uniformes très chromatiques et dispersées dans tout le cytoplasme de cellules jeunes ; sur les parois et les trabécules cytoplasmiques, dans les cellules plus âgées.

Il est à noter qu'au moment de la division du noyau de l'asque, on ne distingue plus les cytosomes ; ceux-ci disparaissent ou ils perdent leur chromatine qui servirait probablement à la formation des chromosomes pendant les divisions nucléaires.

*Noyaux primaires.* — Les cellules mycéliennes renferment ordinairement deux noyaux placés côte à côte au milieu de la cellule ; ils présentent sensiblement la même structure dans toutes les espèces. Ils sont pourvus chacun d'un nucléole fortement colorable par l'hématoxyline et la safranine et d'une membrane nucléaire nette.

Dans la plupart de nos espèces, nous avons pu distinguer dans le nucléoplasme de ces noyaux, des filaments chromatiques.

Dans bien des cas (*Exoascus deformans* et *Taphrina bullata...*) le nombre des noyaux par article est supérieur à deux ; en effet, chez *l'Exoascus deformans* ce nombre atteint parfois le chiffre de douze ou quatorze. Cela tient vraisem-

blablement à ce que la cloison ne se forme pas immédiatement après la division des noyaux.

*Noyau secondaire.* — Le noyau de l'asque montre un volume deux fois plus grand que celui de chacun des noyaux végétatifs. La forme normale est celle d'une sphère. La structure est la même que celle de noyaux primaires, sauf la grande électivité que celui-ci acquiert pour les réactifs. Enfin, le nucléole situé normalement au centre, présente, lorsqu'il est volumineux, une vacuole à son centre.

*Asques.* — L'asque qui représente l'organe sporifère, naît de la transformation d'une cellule mycélienne dont ses deux noyaux se sont fusionnés. La cellule qui en résulte c'est une *oosphère* ou un œuf dont le noyau représente un noyau de fécondation.

L'œuf se développe progressivement en poussant une sorte de papille d'abord. Cette papille, qui représente le jeune asque, perce la cuticule et finit par avoir une forme cylindrique qui s'allonge perpendiculairement à la surface de l'épiderme de la plante hospitalière.

L'asque peut dans certains cas rester en communication avec l'œuf ou il peut s'en séparer par une membrane qui délimite une cellule basilaire. Cette cellule reste presque vide, le contenu de l'œuf étant amassé dans l'asque proprement dit.

L'apparition de la membrane basilaire a lieu, généralement, avant les divisions nucléaires dans l'asque ; parfois, ceci a lieu après la formation des noyaux ou même pas du tout. C'est le cas de *Taphrina aurea* où l'asque est souvent dépourvu de cellule basilaire. Toutefois, dans ces cas, bien que la membrane ne soit pas visible, il y a pourtant une différence entre la base de l'asque qui se trouve presque dépourvue de substance cellulaire tandis que dans le reste, elle abonde.

Enfin, il arrive des cas où l'asque est rempli de spores sans qu'une cellule basilaire soit formée.

*Centrosomes* ? — Il est très intéressant de signaler la présence de deux corps sphériques situés aux deux pôles du noyau de fécondation : l'un entre celui-ci et le sommet de l'asque, l'autre entre le noyau et la base de l'asque.

Nous n'avons rencontré ces corps que dans trois espèces seulement, dans l'*Exoascus deformans*, *Taphrina Alni-incanae* et *Exoascus Insititiae.*

En effet, ausstiôt après la fécondation, dans la cellule ascogène, on voit apparaître au voisinage du noyau, dans le pôle supérieur, un corps sphérique. A un moment donné au lieu d'un corps on en trouve deux placés côte à côte.

Cette disposition ne dure pas longtemps car l'un de ces corps s'éloigne progressivement du premier pour gagner le pôle opposé.

Des corps semblables ont été décrits par M. Dangeard dans d'autres champignons (*Peziza vesiculosa, Polyporus versicolor*) ; ceux-ci accompagnent presque toujours le noyau sexuel. Etant donné que ces organites occupaient les pôles du noyau, l'auteur les appelait au début « des centrosomes » ensuite, dans des travaux ultérieurs, il revient sur la nature de ces corps et leur donna le nom de « coenosphères ».

Au début, nous nous sommes demandé également si ces corps ne représentent pas les deux centrosomes qui président à la division du noyau de l'asque. Nous croyions qu'il s'agissait d'une division précoce d'un centrosome situé au pôle du noyau, en vue de la division nucléaire suivante. Or, étant donné que la position du fuseau dans la première mitose dans l'asque est transversale et non longitudinale pour correspondre à la position de deux centrosomes d'une part, et, de l'autre, vu leur inconstance dans les diverses préparations, nous avons cessé de leur attribuer un rôle quelconque pour l'instant.

En effet, ces corps ne sont visibles que dans les préparations colorées à l'hématoxyline d'après Heidenhaim et même dans celles-ci leur présence est d'une façon très inconstante.

Quant à leur sort ultérieur nous ne pouvons pas nous prononcer pour le moment.

*Sporulation.* — Normalement, l'asque renferme huit spores issues de trois bipartitions successives du noyau sexuel de l'asque.

Cependant, il se présente des cas où le nombre des spores est inférieur à celui de huit. Il est très probable, dans ces cas, que l'un des noyaux de la première ou bien de la seconde mitose ne se divise pas comme les autres ; il dégénère, en perdant sa substance chromatique. Il y aura donc un nombre de moins de spores. Parfois, le noyau de l'asque ne se divise qu'une seule fois et l'asque ne renferme alors que deux spores (*Taphrina aurea, Taphrina Alni-incanae,* etc.).

En résumé, le nombre des spores par asque peut varier et l'asque peut renfermer de deux à huit spores.

Le nombre des noyaux dans l'asque correspond généralement à celui des spores ; néanmoins, dans quelques cas le nombre de ceux-ci est indépendant de celui des spores, ce qui amène à des aspects assez curieux. En effet, on constate parfois, outre quelques noyaux qui réorganisent leurs éléments nucléaires pour devenir ensuite les noyaux des spores correspondantes, d'autres noyaux, qui voient leur taille diminuer jusqu'à ce qu'ils apparaissent sous forme de points chromatiques. Ces noyaux atteints de dégénérescence finissent par disparaître.

Souvent, ils perdent leur chromatine progressivement du centre vers la périphérie ils apparaissent alors sous la forme de petits anneaux. L'asque de *Taphrina aurea* montre fréquemment de pareils cas : deux ou quatre noyaux complets tandis que d'autres tout petits représentent des vestiges des noyaux dégénérés.

Des phénomènes analogues ont été décrits pour d'autres espèces d'Exoascées par Ikeno (*Taphrina Kusonoï, Taphrina Iohansonii,* etc...).

## Divisions nucléaires.

a) *Divisions des noyaux végétatifs.* — Toutes les divisions des noyaux, soit dans l'appareil végétatif, soit dans l'appareil fructifère, sont des divisions indirectes.

Dans le thalle, les mitoses sont simultanées ; on voit apparaître au centre de deux noyaux qui se trouvent dans chaque cellule mycélienne, après la disparition de la membrane nucléaire, une ligne achromatique sur la nature de laquelle il est très difficile de se prononcer.

Cette ligne représente un fuseau muni à ses extrémités d'un centrosome très net dans la plupart des espèces. Ils sont moins visibles chez *Taphrina bullata* ; la présence de ceux-ci est tout de même évidente, mais ils sont très petits et c'est pour cette raison qu'ils ont échappé à notre observation. Il en est de même pour le fuseau qui reste moins visible dans cette espèce que dans les autres.

A droite et à gauche du centre de ce fuseau se placent deux chromosomes sous forme de petits bâtonnets ; ceux-ci, subissent une scission longitudinale à la métaphase de sorte qu'on peut facilement compter quatre chromosomes parallèles entre eux, deux par deux.

Bientôt ceux-ci se séparent et chaque moitié s'écarte progressivement de l'équateur vers les pôles où ils se réunissent en deux masses homogènes reliées encore quelque temps par la substance achromatique. A ce stade les deux masses sont uniformes car les deux chromosomes qu'elles contiennent, cessent d'être reconnaissables. Arrivée au pôle, chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau. *Les divisions végétatives sont donc caractérisées par la présence d'un fuseau, de deux centrosomes et de deux chromosomes qui se dédoublent et par l'absence de membrane nucléaire. Les quatre chromosomes se séparent deux par deux pour constituer à la*

*fin des noyaux à deux chromosomes. Ces noyaux représentent donc une phase haploïde à* n *chromosomes.*

b) *Division du noyau de l'asque.* — Nous allons exposer rapidement le processus de division sexuel de l'asque.

La première division dans l'asque débute par la fragmentation des filaments chromatiques en granules qui s'unissent pour la formation des chromosomes. L'apparition du fuseau s'effectue en même temps que la membrane nucléaire aussi bien que le nucléole disparaissent; néanmoins, il y a des cas comme dans l'*Exoascus Pruni* où le nucléole persiste jusqu'à l'anaphase. Dans cette espèce le nucléole diminue de taille au fur et à mesure que la division avance ; il perd peu à peu sa chromatine jusqu'à l'anaphase quand il disparaît. Pendant tout ce temps le nucléole se montre vacuolaire.

A la métaphase on voit apparaître un fuseau très caractéristique qui porte à chacune de ses extrémités un centrosome net.

La position de l'axe du fuseau est généralement transversale. Quant à la substance achromatique du fuseau elle semble se former aux dépens du cytoplasme de l'asque, car nous n'avons jamais trouvé le fuseau à l'intérieur du noyau qui conserve sa membrane nucléaire.

A la plaque équatoriale on distingue deux gros chromosomes qui se séparent à l'anaphase en se rendant chacun au voisinage d'un centrosome pour constituer deux noyaux-fils. Généralement, la métaphase est courte ; l'anaphase au contraire dure un temps plus long de sorte que ce stade a été souvent rencontré.

Les deux noyaux formés avant qu'ils réorganisent tous leurs éléments nucléaires, entrent à leur tour en mitose et bientôt quatre noyaux vont se former. Enfin, la troisième division qui suit la seconde s'effectue comme dans le cas précédent. L'axe du fuseau de la deuxième et de la

troisième mitose n'a pas une position déterminée dans l'asque.

Dans ces dernières divisions les centrosomes sont assez nets et les chromosomes deux fois plus petits que dans la première mitose sont toujours en nombre de deux. Parfois, ils sont si rapprochés qu'on croirait qu'il n'y a qu'un seul chromosome. A part cela, la divsion n'offre rien de particulier.

Après la formation des huit noyaux le cytoplasme de l'asque se concentre autour d'eux pour organiser les spores.

## Fécondation.

Nous avons dit que les cellules mycéliennes possèdent à la fin de la végétation deux noyaux qui montrent une ressemblance parfaite. Ils ont une taille relativement appréciable et renferment chacun un gros nucléole.

A un moment donné ces deux noyaux vont se fusionner ; ils deviennent donc deux noyaux copulateurs. A la fusion ces deux noyaux viennent au contact, la membrane qui les séparent disparaît au point commun et la fusion commence par les cavités nucléaires, c'est-à-dire par les filaments chromatiques (dans les espèces où ceux-ci ont été mis en évidence) qui se mélangent pour se finir par les nucléoles qui s'unissent en un seul.

Après la fusion la cellule devient un œuf au centre duquel le noyau sexuel grossit considérablement. Son volume est deux fois plus grand que celui de chaque noyau copulateur étant donné que chaque noyau apporte une quantité égale de substance chromatique. Ce noyau réorganise une nouvelle membrane, son nucléole très gros occupe le centre tandis que les filaments chromatiques se colorent fortement.

C'est notre maître M. Dangeard qui a reconnu l'acte de la fécondation dans ce groupe de champignons par la fusion de deux noyaux de la cellule mycélienne.

Une fois la fécondation opérée le noyau sexuel reste pendant un temps plus ou moins long à l'état de repos.

A un moment donné l'œuf pousse un prolongement qui représente le jeune asque.

*Réduction chromatique.* — On a déjà constaté, que les noyaux qui se fusionnent à la fin de la végétation dans les cellules ascogènes, sont les résultats de deux divisions simultanées qui aboutissent à la formation des noyaux qui renferment chacun *deux chromosomes*. Le noyau sexuel qui résulte de cette fusion doit être considéré donc comme possédant *quatre chromosomes*. Il représente par conséquent un stade *diploïde à* 2n *chromosomes*.

Le noyau sexuel devient susceptible de fournir par trois bipartitions successives huit noyaux embryonnaires ; les noyaux des spores.

La première division dans l'asque montre à droite et à gauche d'un fuseau achromatique, *deux chromosomes* au lieu de quatre chromosomes comme il devait se présenter lorsqu'il s'agissait d'une division ordinaire. Il y a donc dans cette division, *réduction de moitié* du nombre des chromosomes du noyau sexuel de l'asque. Le volume de ces deux chromosomes est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs et nous avons dit que cela tient à ce que la substance chromatique se trouve doublée par la fécondation. Cette division achevée les deux noyaux qui en résultent commencent une nouvelle bipartition. Il en est de même pour la troisième mitose.

Les fuseaux de la seconde et de la troisième mitose se comportent comme le premier ; ils montrent toujours à leur centre, à la plaque équatoriale *deux chromosomes* qui sont *moitié plus petits* que ceux du noyau générateur. Ces chromosomes se portent en sens opposé vers les pôles.

A ce moment les noyaux qui en dérivent ne possèdent chacun que la moitié de la substance chromatique.

En résumé, on trouve donc dans la première mitose dans

l'asque, une réduction du nombre des chromosomes et dans les deux autres divisions, une réduction de la substance chromatique.

Il y a donc dans le premier cas une division *réductionnelle du nombre des chromosomes* et dans le second cas, une division de *la quantité de la substance chromatique.*

Les phénomènes de la réduction chromatique semblent avoir un caractère de généralité car des phénomènes semblables ont été signalés par M. Dangeard chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes. De plus, dans le beau mémoire sur les Urédinées, Sappin-Trouffy arrive aux mêmes observations relatives à la réduction chromatique.

Donc, les phénomènes de réduction de la substance chromatique, à peu près générales chez les plantes inférieures, ressemblent à ceux qui se produisent chez les plantes supérieures et chez les animaux.

*Spores.* — Aussitôt les bipartitions achevées il se forme dans l'asque huit noyaux qui deviennent les noyaux des spores de sorte que les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux des spores avec moitié moins de substance chromatique.

La spore conserve donc les caractères de l'espèce pour les transmettre aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques. En effet, les spores germent en émettant des bourgeons qui reçoivent chacun un noyau de la spore-mère. Ce noyau se divise et la division se fait par *mitose* qui a été constaté dans la plupart des espèces étudiées.

La division du noyau de la spore est semblable aux deux dernières mitoses des asques, de sorte que deux petits bâtonnets ou bien deux petits chromosomes ont été, parfois, nettement distingués à la plaque d'un petit fuseau, dans quelques spores. Néanmoins, dans la majorité des cas ces chromosomes sont si rapprochés et si petits qu'ils se confondent en un seul.

On a observé quelquefois que la spore en germant émet un tube qui s'allonge progressivement ; le cytoplasme de la spore passe entièrement dans ce tube entraînant avec lui les deux noyaux formés dans la spore (*Exoascus deformans, Taphrina Alni-incanae*). Ce tube qui est un filament germinatif est capable aussitôt qu'il rencontre une stomate de s'y enfoncer. En effet, ces deux noyaux du tube une fois pénétré dans le tissu de l'hôte, vont entrer en division comme nous avons indiqué déjà pour les mitoses végétatives, constituant des noyaux végétatifs réduits à une paire, pour chaque cellule mycélienne.

D'après ces observations nous pouvons conclure que ce tube germinatif doit être le point de départ d'un thalle composé d'articles à deux noyaux. Enfin, en quelques mots nous pouvons dire que dans le cycle évolutif des Exoascées on assiste à deux sortes de phases ; une *phase binucléée* et une *phase uninucléée.*

Le passage de l'état binucléé à l'état uninucléé et le passage inverse comportent pour les Exoascées deux sortes de phénomènes :

1° Le phénomène de la *fécondation,* c'est le moment où par la fusion de deux noyaux dans la cellule ascogène, on passe à l'état uninucléé. Ce stade est représenté par la cellule-mère de l'asque, par l'asque et par les ascospores ; 2° lors de la germination des spores, par la formation du tube germinatif, on passe dans le stade binucléé qui se retrouve durant toute la période végétative.

Le phénomène du passage de l'état binucléé à l'état uninucléé a été le sujet de multiples observations surtout de la part de biologistes américains qui n'ont pu cependant arriver à une conclusion plus précise.

Brefeld, Pierce, dans leurs observations sur les spores semées dans divers milieux nutritifs, croient, sans donner de détails, que le stade binucléé a son origine dans la copulation de deux spores. Juel, dont les recherches n'ont pas

été dirigées sur ce point, incline vers les données de ces deux auteurs.

Cependant, d'après nos observations, il nous semble plus naturel d'admettre l'origine binucléée par la formation d'un tube germinatif, qui reçoit les deux noyaux formés après la division du noyau de la spore ; quant à la copulation des ascospores nous croyons plutôt que les auteurs ont pris les spores en bourgeonnement pour des spores en fusion.

Enfin, le cytoplasme entraîne avec elle dans le bourgeon et même dans le tube germinatif, les endochromidies qui sont assez nombreuses dans les spores de sorte que celles-ci peuvent être considérées pour l'origine du système vacuolaire lors de la germination.

### Action du parasite sur la plante hospitalière.

*Caractères externes.* — Les Exoascées envisagées au point de vue de leur mode d'action envers la plante hospitalière, peuvent être divisées en plusieurs catégories, vu les modifications et les caractères externes de la maladie.

Le parasite peut se localiser dans les tissus de la feuille en produisant l'hypertrophie de celle-ci ; lorsque le champignon occupe une petite région de la surface de la feuille, il se produit un simple épaississement, seulement dans cet endroit (*Exoascus Crataegi*) ou une cloque plus ou moins prononcée (*Taphrina aurea*) qui produit la cloque du peuplier, *Taphrina bullata*, la cloque du poirier et *Exoascus deformans*, la cloque du pêcher) ; quand le parasite occupe de longues étendues alors l'attaque étant plus considérable on assiste à la formation de véritables cloques ou boursouflures (cloque du pêcher).

D'autres espèces attaquent l'ovaire de sorte que le fruit est transformé en un sac creux où toute trace du noyau est disparue.

*Exoascus Pruni* attaque les fruits du prunier produisant la maladie connue sous le nom de la maladie des pochettes ou la lèpre du Prunier ; parfois, le champignon attaque les carpelles des chatons femelles de l'aulne produisant une hypertrophie considérable de ceux-ci (*Taphrina Alni-incanae*) ; enfin, il y en a qui provoquent une réaction toute différente de la plante hospitalière, par la formation des balais de sorcière qui sont des rameaux très ramifiés et caractérisés d'une part, par l'absence des fleurs au printemps et de l'autre, par l'aspect luisant des feuilles et par leur épaississement considérable (*Exoascus Insititiae*).

### Modifications morphologiques.

Le parasite se localise généralement dans le parenchyme ou sous la cuticule de l'organe intéressé ; sa présence n'empêche pas au début, les cellules de vivre ; elles conservent leur noyau et peuvent végéter encore un temps plus ou moins long jusqu'à la mort de l'organe.

Dans la plupart des cas, l'action excitante exercée par le thalle sur les parenchymes des organes, stimule l'allongement et le cloisonnement des cellules ; il en résulte une hypertrophie qui se manifeste extérieurement par diverses façons comme nous venons de décrire.

Le cloisonnement des cellules s'effectue généralement suivant le sens tangentiel, parfois celui-ci peut se faire verticalement. A la suite de cette multiplication cellulaire, on arrive à la formation d'un tissu dont, soit l'épiderme, soit la première assise parenchymateuse deviennent parfois génératrice.

Outre ce phénomène on assiste encore à un accroissement de ces cellules ; celles-ci, s'hypertrophient de telle manière, que les méats intercellulaires montrent une diminution de leur volume sinon leur disparition quasi-complète.

A la suite de ces phénomènes on se trouve en face d'un tissu homogène où toute trace de tissu palissadique et du mésophylle est disparue.

Par ces deux phénomènes la plante cherche donc à se protéger non seulement contre le parasite, mais aussi, contre l'excès de transpiration résultant de la destruction progressive de la cuticule due à l'envahissement du parasite.

En effet, par le nouveau tissu qui se forme et qui représente un liège de défense et par l'effacement des méats intercellulaires, la cuticule, qui est la modératrice de la transpiration, se trouve donc fonctionnellement remplacée dans son rôle de dégagement de l'eau, de sorte que les cellules plus profondes peuvent conserver assez de vitalité pour poursuivre leur évolution. En même temps la plante manifeste une tendance très prononcée à épaissir ses membranes.

En réalité, tous ces phénomènes ne représentent qu'une conséquence indirecte du parasitisme ; c'est une réaction opposée par les tissus de l'organe affecté, à l'envahissement par le thalle du parasite. L'action du parasite se manifeste surtout indirectement sur les éléments cellulaires.

*Noyau.* — Bien que la structure du noyau subit des modifications assez intéressantes, néanmoins, il y a lieu de croire qu'il est l'élément de la cellule qui résiste le plus à l'action parasitaire.

Pour pouvoir se rendre compte de toutes ces modifications, rappelons tout d'abord la structure normale du noyau.

Dans les cellules saines, les noyaux ont ordinairement un nucléoplasme plus ou moins dense et homogène entouré d'une membrane nucléaire à contour très régulier. Au centre de celui-ci se trouve un ou deux nucléoles très chromatiques.

La forme du noyau est presque toujours sphérique, parfois elle est elliptique ou même fusiforme (dans les cellules libériennes le noyau est ordinairement fusiforme). Lorsqu'on compare ces noyaux à ceux des cellules contaminées, on constate tout d'abord une accumulation considérable de

substance chromatique suivie d'une augmentation du volume de ceux-ci. Le nombre des nucléoles augmente également, tandis que le nucléoplasme montre un nombre très élevé des granulations chromatiques de grosseurs différentes. Nous avons rencontré parfois des stades assez curieux relatives aux nucléoles ; ceux-ci un peu allongés, semblent être liés entre eux par un mince filet chromatique. Notons, en passant que les nucléoles sont souvent entourés d'une zone claire.

En dehors de l'hypertrophie du noyau on constate que celui-ci se déforme et finit par perdre son contour qui devient très irrégulier ; la forme du noyau change aussi, il devient lobé ou anguleux, allongé et souvent même il prend la forme d'un croissant.

Des déformations pareilles ont été déjà signalées dans les cellules végétales sous l'action parasitaire des champignons ou des bactéries par divers auteurs. Récemment, dans le beau mémoire de M. Dangeard sur *les Tubercules radicaux des Légumineuses*, l'auteur expose des résultats très intéressants et extrêmement curieux touchant les modifications des éléments cellulaires en général et en particulier, de l'élément nucléaire, dans les cellules envahies par les bactéries.

En résumé donc sous l'action parasitaire il se produit dans le noyau une accumulation considérable de substance chromatique. On se demande si cette substance ne sert pas à assurer la formation des chromosomes pendant les divisions nucléaires qui précèdent le cloisonnement des cellules, car aussitôt les divisions achevées, les noyaux, en repos, perdent peu à peu leur chromatine et leurs nucléoles se réduisent progressivement.

Nous avons suivi l'évolution nucléaire pendant le cloisonnement cellulaire et nous avons constaté que la division du noyau se fait ordinairement par karyokinèse ; néanmoins, il y a des cas où celle-ci peut s'effectuer par une division directe. Il se produit en ce cas un simple étirement du noyau

parfois très prononcé. Le noyau s'étrangle dans son centre jusqu'à ce que deux noyaux se forment. Parfois, ceux-ci restent encore quelque temps reliés par une traînée de leur nucléoplasme. Nous avons souvent rencontré des cellules à deux noyaux.

Ces divisions directes ont été bien constatées dans les celles affectées, tandis que les mêmes cellules (épidermiques ou parenchymateuses) dans un tissu d'une jeune feuille saine en voie d'accroissement, montrent leurs noyaux en divsion mitotique.

La division directe que nous venons de décrire a été rencontrée dans la feuille du Pêcher parasitée par l'*Exoascus deformans*.

Dans tous les cas, de karyokinèse la marche de la division n'offre rien de particulier à signaler.

Il arrive souvent des cas, où le noyau est déformé par la pression exercée d'une vacuole qui se forme et qui pousse le noyau vers la périphérie, de sorte que celui-ci devient allongé, fusiforme. Parfois, le noyau est complètement caché par la vacuole ou quand il y a formation de deux vacuoles il est pressé entre celle-ci.

Enfin, dans bien des cas, la pression exercée sur le noyau est due à une grosse masse des grains d'amidon qui s'amassent autour du noyau pour l'envelopper plus ou moins complètement.

*Vacuome.* — En ce qui concerne l'étude du vacuome, nous avons prêté une grande importance, aux observations faites sur le vivant par l'emploi des divers colorants vitaux.

Nous avons préféré comme colorants vitaux le rouge neutre et le bleu de crésyl qui nous ont donné des résultats excellents.

On sait, d'après les intéressantes observations de M. Dangeard que les substances renfermées dans les vacuoles possèdent un pouvoir électif vis-à-vis des divers colorants vitaux. Ces substances, qui se trouvent en solution colloïdale

dans le suc vacuolaire, peuvent se précipiter sous l'action de ces colorants vitaux ou même des fixateurs, en corpuscules métachromatiques ou *endochromidies*.

Les endochromidies présentent des formes et des tailles variées ; ordinairement, leur forme est arrondie ; parfois, plusieurs endochromidies sphériques se réunissent en une rosette et si la fusion est très avancée alors il se forme une grosse endochromidie. Les endochromidies prennent généralement avec l'hématoxyline, une belle couleur noire dans les préparations fixées au Laguesse.

Leur taille varie aussi ; parfois, les endochromidies sont si petites qu'on peut facilement les confondre avec les cytosomes, mais, ordinairement leur taille est plus ou moins grosse.

Dans les cellules parenchymateuses, la substance colloïdale de chromatine ou *chromidium* se montre souvent non précipitée ; il remplit la vacuole d'un contenu homogène d'une teinte variant entre jaune clair, orangé jusqu'au brun très foncé parfois.

Il peut précipiter parfois en une sorte de réseau dont les mailles plus ou moins larges montrent souvent une coloration verdâtre ; tel est le cas dans les cellules épidermiques du peuplier, parasitées par *Taphrina aurea*. Enfin, souvent le chromidium précipite en cordons plus ou moins longs et assez larges ; parfois ce cordon donne lieu à une sorte de ramification (cellules qui entourent les faisceaux vasculaires dans le carpelle de l'aulne déformé par *Taphrina Alni-incanae*).

Les vacuoles peuvent contenir du tannin dont la formation est parfois exagérée sous l'influence du parasite. Le tannin reste ordinairement homogène conservant sa teinte jaunâtre. Le bichromate de K à 3 % nous a donné des bons résultats comme réactifs post-vital pour l'étude de ces vacuoles à tannin, la localisation de celui-ci dans les cellules et dans le tissu.

Il est intéressant de noter que l'élaboration du tannin est

abondante surtout dans les cellules épidermiques, lesquelles se transforment en véritables sacs à tannin.

Il y a, en outre, encore un fait qui mérite d'être signalé ; c'est la formation d'anthocyane due à un pigment anthocyanique qui se forme souvent dans les cellules tannifères.

Dans des coupes faites à la main et montées directement dans l'eau, les cellules épidermiques, en général, et même les cellules parenchymateuses qui contiennent le pigment authocyanique, montrent leurs vacuoles colorées d'une belle teinte rosée plus ou moins foncée.

La formation d'anthocyane provoque le rougissement des organes attaqués par les divers parasites (la feuille cloquée, les carpelles et les écailles de l'Aulne, les fruits du Prunier, etc.).

*Plastidome.* — Le plastidome, dans les organes indemnes, est toujours représenté par des chloroplastes très chromatiques qui tapissent les parois des cellules palissadiques et des cellules du mésophylle.

Lorsqu'on examine une région affectée on constate dans la plupart des cas, que les plastes sous l'action parasitaire, entrent progressivement en transformation ; les chloroplastes se transforment d'abord en amyloplastes qui se divisent ensuite en grains d'amidon.

Il est très facile de constater cette transformation sur une même préparation ; dans les cellules qui sont les plus éloignées du parasite, les chloroplastes conservent leur coloration noire par l'hématoxyline. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'endroit affecté, on constate que le parasite bien qu'il soit loin parfois, exerce son action même à distance. En effet, la formation d'amidon débute dans les chloroplastes par une ou plusieurs sphérules incolores qui apparaissent à l'intérieur du plaste ; peu à peu les sphérules gagnent tout le plaste jusqu'à ce qu'il soit réduit à un faible substratum chromatique à la périphérie. A ce moment le chloroplaste est complètement transformé en amyloplaste ;

finalement, le reste du substratum ne tardera pas à disparaître et les sphérules amylacées se trouveront bientôt dissociées en une masse abondante de grains d'amidon.

Il arrive parfois que le plaste ne présente qu'une seule sphérule incolore dans son sein, de sorte que, celui-ci envahissant tout le chloroplaste va former à la fin un simple grain volumineux.

La localisation des grains d'amidon n'est pas stable dans la cellule, car ceux-ci, peuvent être disposés soit dans la couche pariétale, soit et c'est le cas le plus fréquent, former des amas amylacés qui remplissent presque toute la cavité cellulaire autour du noyau en le cachant totalement ou en partie.

L'amidon a été bien mis en évidence par la coloration bleuâtre qu'il prend avec la solution iodée.

Les grains d'amidon, à un moment donné, disparaissent sans que nous ayions pu nous rendre compte de cette disparition qui est due très probablement à une digestion par le parasite.

Il est très difficile de se prononcer sur l'utilisation de cette substance par le champignon pour sa nutrition.

La transformation des plastes sous l'action parasitaire n'est pas un fait général car ils se présentent des cas où la structure du chloroplaste est complètement respectée. On constate seulement dans ces cas, que, par la suite des multiplications cellulaires, les plastes qui ne suivent pas cette multiplication, se trouvent en un nombre très réduit. Cependant, ils se montrent beaucoup moins colorables que dans les cellules indemnes ; ils perdent donc leur propriété de colorabilité et en même temps leur contour devient plus ou moins régulier. Il est intéressant de noter que ces plastes ne conservent plus, dans les cellules affectées, leur position normale dans la couche pariétale. Au contraire, ces plastes se trouvent groupés soit au milieu de la cellule, soit d'un côté, autour du

noyau, montrant ainsi une sorte d'analogie avec les grains d'amidon qui entourent le noyau.

*Cytome.* — Le cytome est normalement représenté par des cytosomes sphériques localisés dans le cytoplasme autour des plastes dans les cellules parenchymateuses et sur les réseaux cytoplasmiques et dans la couche pariétale dans les cellules épidermiques.

Plus rarement, ils semblent distribués autour des vacuoles. Les cytosomes subissent sous l'action parasitaire des altérations assez profondes ; parfois, ils se gonflent en prenant l'aspect de vésicules plus ou moins grosses ; le plus souvent, les cytosomes se transforment en bâtonnets plus ou moins courts et parfois même très allongés.

En même temps que leur forme normale change d'aspect, leur disposition dans la cellule en fait autant ; ceux-ci, progressent de la périphérie au centre de la cellule dans une masse de cytoplasme plus ou moins contractée.

Quelquefois les cytosomes sont groupés par trois ou quatre l'un à côté de l'autre en formant une sorte de chaînette. Enfin, il se présente des cas où les cytosomes bien qu'ils conservent leur forme normale, se trouvent diminués en quantité numérique et en même temps ils perdent leur réfringence sur le vivant et dans les préparations fixées ils sont très peu colorés ; parfois on les distingue à peine.

Bien que leur forme change et que leur propriété de colorabilité diminue, les cytosomes persistent dans les cellules tant que celles-ci restent vivantes.

A la fin, quand l'attaque est très avancée, alors que le cytoplasme est réduit à quelques trabécules, les cytosomes se montrent comme de petits corps insignifiants sur ces trabécules.

*Graisses.* — Outre les cytosomes, le cytoplasme peut renfermer dans certains cas (feuille du peuplier parasitée par *Taphrina aurea*) de petites boules plus ou moins grosses qui ne sont que des globules graisseux ; ceux-ci naissent au

sein du cytoplasme et souvent leur taille presque égale à celle des cytosomes nous a fait confondre ces deux éléments.

Généralement, ces corps gras se trouvent dispersés dans tout le cytoplasme, parfois, on les voit mélangés aux cytosomes autour des plastes ou même au-dessus de sorte que ceux-ci donnent l'aspect de se trouver inclus.

Le plus souvent, les gouttelettes de graisse se fusionnent en sphérules plus ou moins grosses.

Les corps gras sont caractérisés par la propriété de réduire l'acide osmique en prenant une couleur brunâtre avec celui-ci et par l'affinité spéciale pour le bleu d'indophénol ; en un examen vital, ces deux réactifs, également employés, ont donné des résultats équivalents.

Avec l'hématoxyline ces corps prennent une belle couleur noire dans les préparations fixées au Laguesse. Le Regaud ne les a pas mis en évidence.

La présence du parasite provoque une excitation qui se traduit par une formation abondante des graisses qui s'accumulent au voisinage du champignon. En effet, le parasite agit même à distance de sorte que même dans les cellules éloignées de la région affectée, son action se fait ressentir de façon à soumettre leur cytoplasme à une élaboration de substance graisseuse.

Les graisses émigrent de cellule en cellule pour s'agglomérer dans les cellules les plus proches du champignon. Les cellules épidermiques montrent des globules graisseux qui se fusionnent en très gros globules qui se trouvent dans le cytoplasme entourant souvent les vacuoles. Ces globules subissent progressivement une fragmentation en éléments tout petits qui se rendent dans la couche de cytoplasme pariétale, au voisinage de la membrane du mycélium pour être finalement absorbés par celui-ci. On constate donc, sous l'action parasitaire, une formation abondante des graisses dans le cytoplasme, une accumulation de celles-ci dans les

cellules les plus intéressées et une réduction de ces éléments en granules plus ou moins fins.

Les gouttelettes graisseuses sont certainement des produits de nutrition à forme transitoire, produits utilisés par le champignon pour sa nourriture.

## CONCLUSIONS

Nous exposerons brièvement les conclusions qu'on peut tirer sur les affinités des Exoascées ; nous n'avons pas la prétention de désigner la place exacte dans la systématique. Néanmoins, nous pensons tirer parti des connaissances que nous venons d'acquérir sur les phénomènes nucléaires qui se produisent dans cette famille. Nos observations pourraient être utiles aux mycologues désireux de trouver exactement le rang que les Exoascées doivent occuper dans la classification. A ce sujet, nous souhaitons à ces chercheurs de tirer un parti satisfaisant de nos documents.

En 1912, Juel, dans un beau mémoire sur les Hémiascées tend à rapprocher les Exoascées des *Taphridium* que l'auteur rapproche du genre *Protomyces*, dans la famille des Protomycétacées.

Les faits décrits dans ce mémoire inclinent à regarder ce *Taphridium* systématiquement apparenté aux Exoascées.

Les *Taphridium* comme les *Protomyces* sont caractérisés par la formation des sporanges formés à l'intérieur du tissu de l'hôte, par la dilatation du filament mycélien à son extrémité, ou çà et là, sur son trajet. Les filaments mycéliens de ces champignons sont plurinucléés. Le cytoplasme de ceux-ci se condense avec les noyaux dans les régions renflées pour constituer le jeune sporange qui se sépare par des cloisons du reste du filament.

Les noyaux en grand nombre à l'intérieur de ce sporange continuent à se multiplier de sorte que leur nombre augmente. La division de ces noyaux se fait par mitose qui a été mise

en évidence par Juel, dans les *Taphridium*. Elle se fait par karyokinèse et les figures mitotiques sont assez nettes.

Au moment de la germination le protoplasme se concentre autour de chacun de ces noyaux de sorte qu'un grand nombre des spores vont se former dès le début.

En résumé, donc, les noyaux des spores chez *Taphridium* proviennent directement du thalle sans qu'une fusion soit à leur base.

Juel croit, sans avoir vu, que les noyaux dans le sporange, plus gros que ceux du mycélium, proviennent d'une fécondation des noyaux végétatifs.

Rapportant ces faits à nos observations, nous croyons que cette assimilation n'est pas tout à fait exacte et que l'organe reproducteur d'Exoascées, malgré quelques caractères inférieurs, présente bien la valeur d'un véritable asque.

En effet, on constate que chez les Exoascées, les cellules qui composent les filaments mycéliens possèdent généralement deux noyaux qui ont la valeur de deux gamètes non séparés par une cloison. Ces deux gamètes, à un moment donné, vont se fusionner et la fusion a le caractère d'une véritable fécondation.

Aussitôt la fécondation opérée, l'oospore est formée. Au moment de la germination elle donne naissance à une papille qui représente l'asque. Donc, chez les Exoascées le noyau qui va fournir les embryons des spores proviennent de la fusion de deux noyaux, fusion dite « dangeardienne » et qui existe toujours à l'origine de l'asque et de la baside.

L'asque renferme à son milieu un noyau qui se trouve doublé par la fécondation. Ce noyau, par trois bipartitions successives forme les noyaux des huit ascospores.

Dans la plupart des espèces, l'asque se sépare de l'oospore par une membrane dite basilaire. La présence de celle-ci montre un caractère d'infériorité car elle ne se trouve pas dans les Ascomycètes supérieurs. Néanmoins, elle peut

manquer dans certaines espèces ou dans la même espèce elle peut exister ou non. La présence ou l'absence de celle-ci n'a pas, donc, une grande importance.

Un autre caractère qui montre une organisation inférieure de ces êtres, c'est le bourgeonnement des spores. En effet, les huit spores germent par production de spores secondaires qui, elles-mêmes bourgeonnent à leur tour de sorte que ce développement rappelle celui d'une levure. Cependant, chez les levures, le noyau se divise pendant le bourgeonnement par amitose représentée par l'allongement du noyau suivi d'un étranglement ; tandis que chez les Exoascées les spores montrent leur noyau se divisant par karyokinèse. En même temps que la mitose s'effectue, la spore pousse un bourgeon qui reçoit un noyau de la spore-mère. Chaque spore possède donc un noyau. Les spores sont capables d'émettre un filament germinatif dans le milieu nutritif ou même simplement dans l'eau.

Ayant donc, en considération, la diversité des caractères plus ou moins évolués des espèces qui constituent la famille d'Exoascées, on conclut que celle-ci a tous les caractères d'un Ascomycète d'une organisation plus ou moins inférieure et que leur place ne convient pas à celle que Juel leur attribue. Ce n'est pas là que nous placerons les Exoascées.

Ne serait-il pas plus logique de rapprocher ces champignons plutôt des Sacharomycètes, ainsi que M. Dangeard et d'autres auteurs l'ont admis.

# BIBLIOGRAPHIE


ATKINSON (G. F.). — Leaf Curl and Plum Pockets (Cornell. Univ.) (*Agl. Exp. Sta. Bull.*, 73 : 319-355 pl., 1-20, 1894).

— Phylogeny and Relationship in the Ascomycetes.

BARY (A. DE). — Exoascus Pruni (*Beitrg. zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, I, Band, p. 46-47, 1864).

— Ueber die Krebsund die Hexenbesen der Weisstanne (*Bot. Zgt.*, 1867).

— Morphologie und biologie der Pilze, 1884.

— Morphologie und physiologie der Pilze, 1886.

— Fruchtenentwicklung des Ascomyceten.

— Recherches sur le développement de quelques champignons parasites (*Ann. Sc. nat.*, 4e sér., vol. XX).

BAUVERIE (J.). — La résistance plastidaire et mitochondriale (*Rev. d'Auvergne*, 1921).

BOUDIER (EM.). — Icones mycologicae. Paris, 1904-1909.

BREFELD. — Entwikelungsgeschichte der Basidiomycètes.

— Notes sur le développement des champignons.

— Zur Naturgeschichte der Taphrina aurea Hedw., 1875, nº 7, Heft IX.

— Neue Culturmethoden zur Untersuchungen der Pilze (*Sitz. der Gesel. nat. Freunde.* Berlin, 1875).

— Die Hemiascii und die Ascomyceten (*Unters. Ges. Geb. d. Myk.*,1891).

BUTLER (E. J.). — Fungi and disease in plants, 1918.

CAMPBELL (W. C.). — Note on an « Exoascus » disease on Prunus amygdalus var. amara. Trans. and proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1925, p. 1150).

CLAUSEN. — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, 1905 (*Bot. Zeit.*, 63 : 1-28, pl. 1-3).

COHN (F.). — Kryptogamen Flora von Schlesien, 1889.

COMES. — Le Crittogame Parasite, 1882.

COOK (M. T.) ET TAUBENHAUS (Y. J.). — Relation of parasitic fugni to the contents of the cells of the host plant Toxicity of tannin (*Del. Agric. Exp. Sta. Bull.*, 91, p. I 77, 1911).

CORNU (M.). — Etude de la fécondation dans la classe des champignons (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, juin 1875).

— Reproduction des Ascomycètes (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, t. III, 1876).

DANGEARD (P.-A.). — La reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 4e série, 1894-1895).

— Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes (*Le Botaniste*, 1894-1895).

DANGEARD (P.-A.). — Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes (*Le Botaniste*, 4e série, 1894-1895).
— Recherches histologiques sur les Urédinées (*Le Botaniste*, 5e série, 1896-1897).
— Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 5e série, 1896-1897).
— Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons (*Le Botaniste*, 3e série, 1892).
— La structure des levures et leur développement (*Le Botaniste*, 3e série, 1892).
— Théorie de la sexualité (*Le Botaniste*, 6e série, 1899).
— Etude sur la structure de la cellule (*Le Botaniste*, 8e série, 1902).
— Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des champignons supérieurs (*Le Botaniste*, 9e série).
— Les ancêtres des champignons supérieurs (*Le Botaniste*, 9e série).
— L'origine du périthèce chez les Ascomycètes (*Le Botaniste*, 10e série, 1907).
— Les tubercules radicaux des Légumineuses (*Le Botaniste*, 16e série, 1926).
— Note sur les corpuscules métachromatiques des levures (*Bull. Soc. Myc. Fr.*, t. XXXII, fasc. 1 et 2, 1916).
— Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, t. 166, p. 439, 1918).
— Vacuome, plastidome et sphérome dans Selaginella Krausiana (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1920).
— La structure de la cellule végétale dans ses rapports avec la théorie du chondriome (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1921).
— Sur la nature du sphérome dans la cellule végétale (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1921).

DANGEARD (P.-A.). — La structure des Vaucheries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires. Extrait du volume jubilaire V. Grégoire, *La Cellule*, vol. XXXV, mémoire déposé le 22 juillet 1924).

DANGEARD (PIERRE). — Sur la métachromatine et les composés tanniques des vacuoles (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 171, 22 nov. 1920, p. 1016).
— Recherches de Biologie cellulaire (évolution du système vacuolaire chez les végétaux) (*Le Botaniste*, 1923, thèse).

DELACROIX ET MAUBLANC. — Maladies parasitaires des plantes cultivées, 1916.

DUCOMET (VITAL). — Recherches sur le développement de quelques champignons parasites à thalle subcuticulaire (Thèse 1907).

DUGGAR (B. M.). — Fungous diseases of plants (*Peach leaf Curl. Cornell. Agl. Exp. St. Bull.*, 1899).

EFTIMIU PANCA (Mlle). — Sur l'Exoascus deformans (Berk) Fuck. (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 7 décembre 1925).
— L'évolution nucléaire chez les Exoascées (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, 22 février 1926).

ENGLER ET PRANTL. — Die Natürlichen pflanzenfamilien, 1894.

ERRERA. — L'épiplasme des Ascomycètes (Bruxelles, 1882).

FERRARIS (T.). — I parasiti vegetali.

Fisch (C.). — Ueber Exoascus Aceris Linhart (*Bot. Centr.*, 1885, p. 126, XXII).
— Ueber die Pilzgattung Ascomyces (*Bot. Zgt.*, XVIII, 1885, p. 33).
Frank (A. B.). — Die Pilz parasitären Krankheiten der Pflanze (Breslau, 1896).
Freeman (E. M.). — Minnesota Plant diseases.
Fuckel. — Symbolae mycologique (*Zweiter Nachtreig*).
Fuckel et Cramer. — Nach einer Notiz Gehler (*Bot. Zeigt.*, 1874, p. 324).
Gaumann (E.). — Vergleichende Morphologie der Pilze.
Giesenhagen (K. von). — Ueber Hexenbesen an tropischen Farmen (Flora, 1892).
— Die Entwickelung der Parasitischen Exoasceen (Flora, 1881-1895).
— Ueber einige Pilzgallen an Farnen (Flora, 1886-1889).
— Taphrina, Exoascus und Magnusiella (*Bot. Zgt.*, 1901, p. 115).
Guillermond (A.). — Recherches cytologiques sur les levures (Thèse, 1902).
— Contributions à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes (*Ann. Myc.*, 1903).
— Nouvelles recherches sur l'épiplasme des Ascomycètes, (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 30 nov. 1903).
— Contributions à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes (*Rev. gén. de Bot.*, 1904).
— Recherches sur la Karyokinèse chez les Ascomycètes (*Rev. gén. de Bot.*, 1904).
— Remarques sur la cytologie des Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 23 juillet 1904).
— Sur le nombre des chromosomes chez les ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, février 1905).
— A propos de l'origine des levures (*Ann. Myc.*, vol. V, nº 1, 1907).
— Remarques sur l'évolution nucléaire et les mitoses de l'asque chez les Ascomycètes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, août 1909).
— Sur les mitochondries des cellules végétales (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, juillet 1911).
— Recherches sur le mode de formation de l'amidon sur les plastes des végétaux (leuco, chloro et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries chez les végétaux (*Arch. d'Anat. micr.*, t. XIV, fasc. III).
— Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule végétale (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CLXVI, 10 juin 1918, p, 958).
— Les constituants morphologiques du cytoplasme d'après les recherches récentes de cytologie végétale (*Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. LIV, 1921, p. 466-512).
— Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoïdes (*Arch. Biol.*, t. XXXI 1921, p. 82).
— Sur la dégénérescence graisseuse (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXI, 1919).
Guttenberg (H. R. von). — Beiträge zur Physiologischen Anatomie der Pilzgallen (Leipzig, 1905).
Harper. — Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, p. 67, 1896).

Harper. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickclung einer As, comceten (*Jahrb. f. Bot.*, 1896).

— Kernteilung und freie zelbildung im Ascus, 1897.

— Cell division in Sporangia and Asci (*Ann. of Botany*, VIII, p. 467, 1899).

Harsherger. — Text-Book of Mycology and plant pathology.

Hartig. — Traité des maladies des arbres, 1891.

— Maladies des arbres forestiers, 1874.

Hartmann. — Anatomische vergl. d. Hexenbesen der Weisstanne mit den normalen Spossen derselben (Inaug. Dies. Univ. Freiburg. Baden, 1892).

Herter. — Die Sexualität der Pilze.

Hoffmann. — Untersuchungen über die Keimung der Pilz sporen (*Jahrb. Prings*).

Ikeno (S.). — Studien über die sporenbildung bei Taphrina Iohansonīs Sud, (Flora, 88, 1901).

— Die Sporenbildung bei Taphrina Arten (Flora, 92, 1903).

Iohanson (C. J.). — Die Pilzgattung Taphrina und deren schwedische Arten (*Bot. Centrbb.*, 1887).

— Studien über die Pilzgattung Taphrina (*Bot. Centr.*, 1888).

Istvanoffi (G. von). — Ueber die Rolle der Zelkerne bei der Entwikelung der Pilze (*Berr. der. Deutsch. Bot. Gesel.*, XIII, 1895).

Joung (Paul A.). — Red plum curl Caused by Exoascus myrabilis Atk (*Phytopat.* 14 : 126, 1924).

Juel (H. O.). — Beiträge zur Kenntnis der Sattungen Taphrina und Exobasidium Swensk. (*Bot. Tidskr.*, p. 353-372, 1912).

— Cytologische Pilzetudien, zur Kenntnis einiger Hemiasceen (Nova Acta Regial. Soc. Scient. Upsal, 4e série, vol. V, no 5, 1921).

Kharbush (Said). — Recherches cytologiques sur la Résistance des Céréales (Blés) à la Rouille jaune (Puccinia glumarum), 1926.

Klebahn (H.). — Infection versuche mit Taphrina Tosquinetti (*Ber. Deutsch. Ges.*, 41 : 108-113, 1923).

Kustomitopulos. — Beitrag. Kenntnis Exoascus Kirschb. Sitz. d. phys. med sec. Erl., 1882.

Laguesse (E.). — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert janus (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1912).

Larbaud (Mlle). — Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus végétaux et animaux (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, mai 1921).

Lotzi (J. P.). — Die × generation und die 2 × generation (*Biol. Centrbl.*, t. XXV, 1905).

— Vorträge über Botanische Stammegeschichte (Iena, 1907).

— Progressus rei Botanicae.

Maire (René). — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, (*Bull. Soc. Myc. de France*, XVIII. Thèse, 1902).

— La formation des asques chez les Pezizes et l'évolution nucléaire des Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1903).

— Remarques sur la cytologie de quelques Ascomycètes (Comptes Rendus de la Société de Biologie, LXV, janvier 1904).

— Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes (*Ann. Myc.*, vol. III, no 2, 1905).

— La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1905).

MANGENOT (G.). — Sur les formations graisseuses des Vauchéria (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 21 juin 1922).

— Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues (Thèse, 1922).

MANGIN (L.). — Sur la constitution de la membrane des végétaux.

MARTIN (ELLA-MAY). — Cultural and morphological studies of some species of Taphrina (*Phytopath.*, febr. 1925, vol. XV, n° 2).

MARSHALL (WARD). — Diseases of Plants.

MASSALONGO (C.). — Ueber eine neue Species von Taphrina (*Bot. Centrb.*, XXXIV, 1888).

MIX (A. J.). — Biological and Cultural Studies of Exoascus deformans (*Phytopath.*, 14 : 217-233, 1924).

— Biological and cultural Studies of Exoascus mirabilis (*Phytopath.*, April 1925, n° 4, vol. XV).

MOREAU (FERNAND). — Recherches sur la reproduction des Mucorinées et quelques autres Thallophytes (Thèse, 1913).

MOREAU (Mme). — Le centrosome chez les Urédinées (*Rev. Myc.*, 1913).

— Le chondriome des Urédinées (Comptes Rendus de la Société de Mycologie, 1914).

— Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées (Thèse, 1914).

NICOLLE (M.) ET MAGROU. — Les maladies parasitaires des plantes.

NICHOLS. — The nature and origin of the binucleate cells in sine Basidiomycètes (Trans. of Wisconsin Akad. of Science, 1904).

OVERHOLTS (L. O.). — Mycological Notes (or 1924) (Mycologia, XVIII, 1926).

PATTERSON. — A Study of North. Am. Parasitic Exoasceae (*Lab. Nat. Hist. Univ. of Iowa Bull.*, 3 : 89-135, pl. 1-4, 1895).

PIERCE (N. B.). — Peach Leaf Curl. (*Its. Naturae and Treatement. Div. vég. Pat.* and *Phys. U. S. Dept. Agl. Bull.*, 20 : 1-204, pl. 1-30, 1900).

POIRAULT ET RACIBORSKY. — Sur les noyaux des Urédinées (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 5 août 1995).

POPTA (M. C.). — Beitrag zur Kenntnis der Hemiasci (Flora, 1889, p. 34).

PRILLIEUX. — Sur la cloque du Pêcher (Soc. Bot. de France, 1872, p. 227, t. XIX).

— Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellule shypertrophiées des plantes (Comptes Rendus, I, 92, 147).

— Maladies des plantes agricoles et des arbres fruitiers et forestiers causées par des parasites végétaux, 1895).

RATHAY. — Ueber die von Exoascusarten hervorgeruffen (Degenerat. einig Amygdal Sitz, d. Stk. Wien, 1878).

REGAUD. — Attributions aux formations mitochondriales de la fonction générale d'extraction et de fixation élective exercée par les cellules vivantes sur les substances dissoutes dans le milieu ambiant (Comptes-Rendus de la Société de Biologie, 1909).

ROBINSON (B. L.). — Notes on the genus Taphrina Tosquinetti (*Ann. Bot.*, 1-163-176, 1887).

ROSEN. — Beiträge z. Kenntnis d. Pflanzenzellen (*Bert. z. Biol. der Pflanz.*, t. VI, 237, 1892).

ROSTRUP (E.). — Fungi Groenlandiae Kopenhagen, 1888.

— Plante pathology, 1902.

RUHLAND. — Zur Kenntnis d. intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten (*Bot. Zgt.*, 1901).

SACCARDO. — Sylloge fungorum omnium huc usque cognitorum (Padova).

SADEBECK (R.). — Untersuchungen über die Pilz gattung Exoascus (Hamburg, 1884).

— Einige neue Beobachtungen und Kritische Bemerkungen über die Exoascee, 1895 (*Ber. d. Deutsch. bot. Gesel.*).

— Die Parasitischen Exoasceen, 1893.

SAPPIN-TROUFFY. — Note sur la place du Protomyces macrosporus Unger dans la classification (*Le Botaniste*, 5e série, 1896).

— Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 10 février 1896).

— Recherches histologiques sur la famille des Urédinées (*Le Botaniste*, 5e série, 1896-1897).

SCHROETER. — Die Pilze Schlesien (Cohn. flora von Schlesien. Breslau, 1889-1893).

SELLY (A. D.). — Variation in the Amounth of Leaf. Curl. of the Peach (Exoascus deformans) in the Light of Wealther (*Cond. Proc. Ass. Prom. Agl. Sc. Ann. Meeting*, 20 : 98-104, 1899).

SIRODOT. — Maladies des arbres fruitiers.

SMITH (W.). — Yeast Fungi and the Ascomycetes.

— Ricerche Morphi-anatomische sulle deformazioni prodotte dale Exoascee nei gemogli e nelle foglie (*Rivista di Patologie vegetale*, vol. III, 1894, mars-juin).

SMITZ. — Untersuchungen über die Zelkeme der Thallophyten (*Sitz. berr Gesel. in Bonn.*, 1879).

SNETZLER. — Notice sur le champignon qui produit la déformation des pruneaux (*Bull. de Soc. Vaudoise des Sc. nat.*, p. 506).

SORAUER. — Hand buch der Pflanzenkrankheiten.

SOROKINE (N.). — Quelques mots sur l'Ascomyces polyporus.

STACKMAN (E. C.) ET TOLAAS (A. G.). — The control of brown rot of plums and plum pocket (*Minnesota Hort.*, 46, May 1918).

STEWENS (F. L.). — The Fungi wich Cause Plant disease, 1913.

THIEGHEM (VAN). — Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et Ascomycètes (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1876).

TUBEUF (VON). — Pflanzenkrankheiten durch Kryptogame Parasitenverursacht (Berlin, 1895).

TULASNE (L. R.). — Super Friesiano Taphrinarum genere (*Ann. d. Sc. Nat.*, 5e série, 122-136, 1886).

WACKKER. — Untersuchung. ueb. d. Einflus parasitischer Pilze auf ihre Nähr. planzen. (*In. Prings. Jahrb. f. Bot.* Band 24, 1892).

WAGER. — On the presence of centrospheres in Fungi (*Ann. of Bot.*, t. VIII, 1894).

— The sexuality of the Fungi (*Ann. of Bot.*, XIV, 1899).

ZIMMERMANN. — Die Botanische mikrotechnie (Tubingen, 1892).

— Die morphologie und Phrysiologie des pflanzlichen Zelkernes (Iéna, 1896).

ZWEIBAUM (J.). — Sur l'utilisation du mélange « Nadi » et du Bleu d'Indo phénol formé *in vitro*, en technique histologique (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1923).

— Sur la coloration des graisses dans la cellule vivante (Comptes Rendus de la Société de Biologie, 1923).

ZWEIBAUM ET MANGENOT (G.). — Application à l'étude histochimique des végétaux d'une méthode permettant la coloration vitale et post-vitale des graisses de la cellule animale (Société de Biologie de Lyon, 1923).

PLANCHES HORS TEXTE

## Planche I

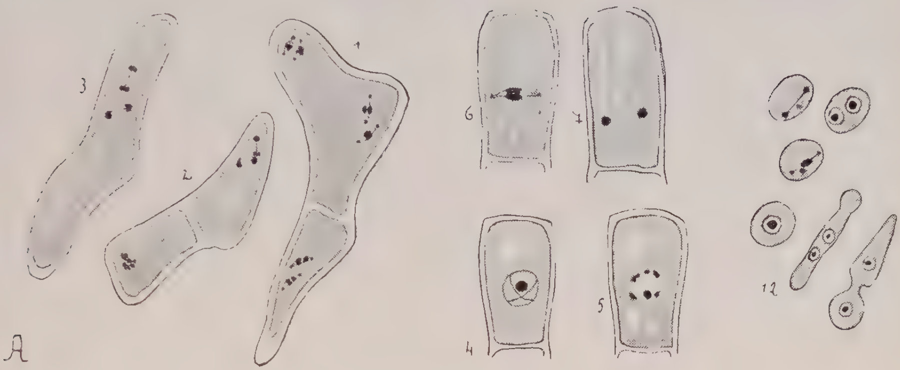
### A. *Exoascus deformans* (Berk) Fuck

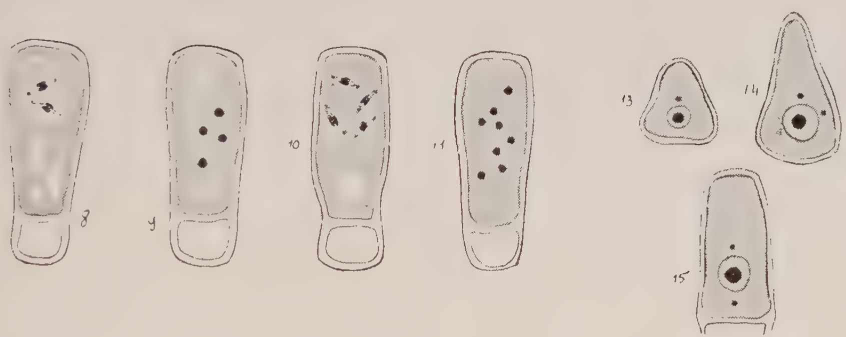
Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

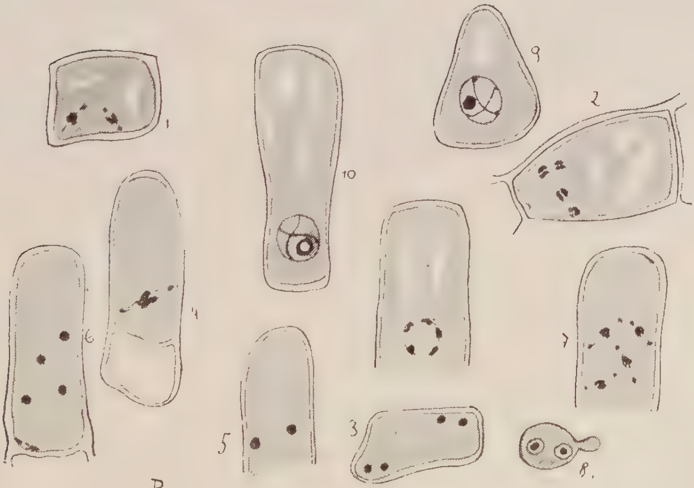
Fig. 1, 2, 3. Mitoses simultanées dans les cellules du thalle végétatif.
4. Jeune asque montrant le gros noyau de fusion avec son nucléole et ses filaments chromatiques.
5. Noyau de l'asque au début de la prophase.
6. Première division : métaphase.
7. Fin de l'anaphase.
8. Deuxième division, métaphase.
9. Deuxième division, fin de l'anaphase.
10. Troisième division.
11. Fin de divisions nucléaires.
12. Spores bourgeonnant à la façon de levures : mitoses simples de leurs noyaux, filament mycélien issu de la spore, avec deux noyaux.
13, 14, 15. Cellules ascogènes montrant l'apparition d'un corps sphérique au pôle supérieur du noyau, la division de celui-ci en deux corps qui se placent ensuite aux deux pôles.

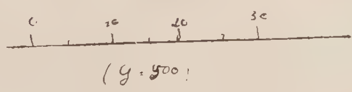
### B. *Exoascus Crataegi* (Fuck) Sadeb.

Picroformol et Laguesse fix. Hématoxyline color.
1, 2. Cellules mycéliennes : divisions simultanées de leurs noyaux, 1. métaphase ; 2. anaphase.
3. Cellule mycélienne avec quatre noyaux aussitôt après les divisions nucléaires.
4, 5. Première division dans l'asque : métaphase et anaphase.
6. Fin de l'anaphase de la seconde division.
7. Troisième division.
8. Spore en bourgeonnement.
9. Cellule ascogène.
10 11. Asques au début de la prophase, nucléole vacuolaire.


3
2
1
6
7
4
5
12
A


8
9
10
11
13
14
15


1
10
9
2
6
4
5
3
7
8.
B


10
20
30

## Planche II

### A. *Exoascus Pruni* Fuck.

Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

1, 2. Cellules mycéliennes dont un noyau est en repos tandis que l'autre en division. 1. métaphase ; 2. fin de l'anaphase.
3. Asque avec son noyau en synapsis.
4. Première division, métaphase, le nucléole persiste.
5. Fin de l'anaphase.
6, 7. Seconde division, métaphase et fin de l'anaphase.
8, 9. Troisième mitose, métaphase et fin de l'anaphase.
10. Spores en bourgeonnement et division de leurs noyaux.

### B. *Taphrina bullata* (Berck et Br.) Tul.

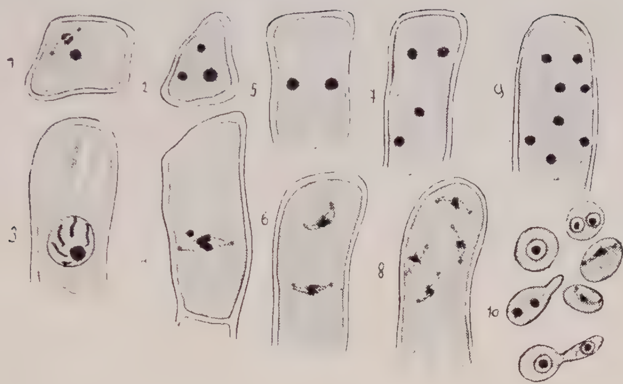
Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

1. Cellules mycéliennes binucléées dont l'une présente ses noyaux en méta phase.
2. Première division dans l'asque.
3. Seconde division.
4. Troisième division.
5. Spores en bourgeonnement et noyaux en division.

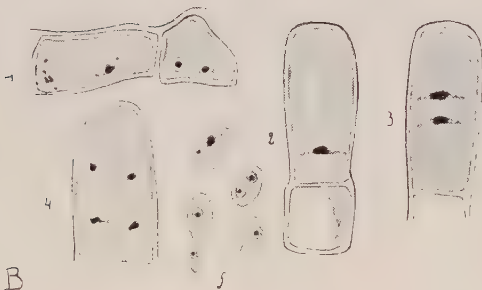
### C. *Taphrina Alni-incanae* Kühn.

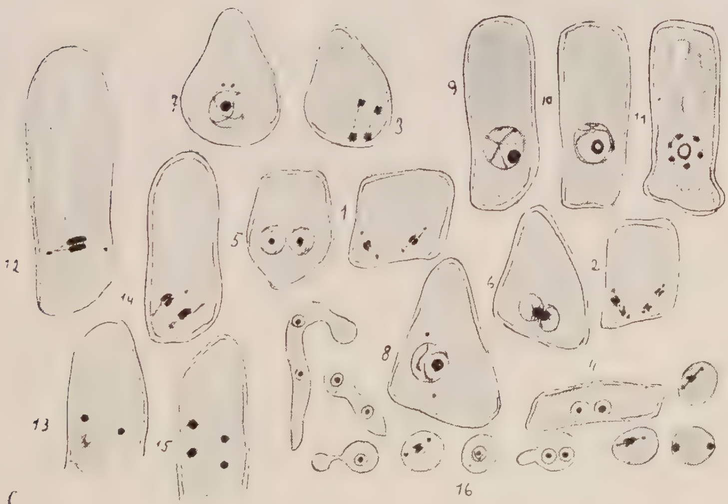
Regaud, Laguesse et picroformol fix. Hématoxyline col.

1. Division simultanée des noyaux d'une cellule mycélienne, métaphase.
2. Fin de la métaphase, quatre chromosomes.
3. Anaphase.
4. Cellules mycéliennes binucléées.
5. Cellule mycélienne peu avant la fusion.
6. Fusion nucléaire.
7. Cellule ascogène montrant deux corps au pôle supérieur du noyau.
8. Les deux corps occupent les pôles du noyau.
9. Asque avec son noyau en spirème.
10, 11. Début de la prophase.
12. Première mitose dans l'asque, métaphase.
13. Fin de l'anaphase.
14. Deuxième mitose.
15. Fin de la seconde mitose.
16. Spores en bourgeonnement, division de leur noyau, filament mycélien qui reçoit deux noyaux.



A



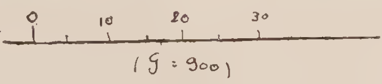



Planche III

A. *Exoascus betulae* Fuck.

Laguesse, Regaud fix. hématoxyline col.

1. Filament mycélien composé de cellules binucléées où les noyaux se fusionnent cellules à un seul noyau, après la fusion.
2. Jeune asque avec son noyau.
3. Début de la prophase.
4. Première mitose.
5. Deuxième mitose.
6. Troisième mitose.
7. Asque renfermant 5 spores.
8. Spores et les divisions de leurs noyaux.

B. *Taphrina aurea* (Pers). Fr.

Picroformol fix. hématoxyline col.

1. Divisions simultanées (anaphase) des noxaux dans une cellule mycélienne.
2. Noyau sexuel dans l'asque.
3. Prophase de la première division dans l'asque.
4. Métaphase de la première division.
5. Anaphase de la première division (les centrosomes persistent).
6. Asque avec deux noyaux complets.
7. Seconde division, prophase.
8. Seconde division, métaphase.
9. Seconde division anaphase (les centrosomes persistent quelque temps).
10. Fin de l'anaphase, quatre noyaux.
11. Asque dont un noyau est en repos tandis que l'autre montre une fragmentation de la substance chromatique.

C. *Exoascus insititea* Sadeb.

Regaud, Laguesse et picroformol fix. hématoxyline col.

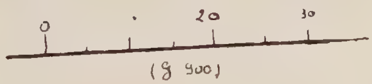
1. Métaphase et anaphase dans les cellules du mycélium végétatif.
2. Cellule ascogène montrant l'apparition du corps sphérique au pôle supérieur du noyau.
3. Asque avec son noyau sexuel.
4. Début de la division dans l'asque.
5. Métaphase.
6. Anaphase.
7 Métaphase de la deuxième division.
8. Troisième mitose.
9. Fin de l'anaphase de la troisième mitose.
10 Spores avec leur noyau en division.

A

B

B'

C



# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE

# Quelques éléments morphologiques des cellules

## CHEZ LES ALGUES DE MER

par M. CHADEFAUD

---

Mes observations ont porté sur les éléments morphologiques des cellules des Algues marines qui sont colorables vitalement par le bleu de Crésyle et le rouge neutre, c'est-à-dire chez toutes les espèces, le vacuome, et chez les Phéophycées, la fucosane.

Au sujet du vacuome, je me bornerai à rappeler ici la terminologie de M. P.-A. Dangeard, dont les travaux sur cette question sont fondamentaux. Le suc vacuolaire ou chromidium est une solution colloïdale de métachromatine. Celle-ci est non pas une substance chimique définie, mais un complexe variable d'un cas à l'autre, colorable vitalement par le rouge neutre et le bleu de Crésyl, et normalement métachromatique vis-à-vis de ces colorants, ce qui indique une réaction alcaline. Sous l'action des colorants vitaux et de certains fixateurs, elle peut être précipitée sous forme de corpuscules métachromatiques ou endochromidies. Enfin, dans certaines cellules, et particulièrement dans les éléments reproducteurs, les vacuoles peuvent se déshydrater et se transformer en masses demi solides de métachromatine, les métachromes.

Quant aux grains de fucosane des Phéophycées, ce sont des éléments encore très mal connus. Crato en faisait des organites vésiculeux doués de mouvements amiboïdes actifs, les physodes. Pour Hansteen, qui leur a donné leur nom en

1892, ce sont des globules hydrocarbonés formés par les phéoplastes, tandis que Kylin (1912-1918) y voit de petites vacuoles tanifères spécialisées. Enfin Mangenot (1922) croit qu'il s'agit de précipités phénoliques formés dans les vacuoles, et fixés secondairement par le protoplasme.

## I. — CELLULES DES PHÉOPHYCÉES

Espèces étudiées. — *Pilayella littoralis* Kjellm. — *Punctaria plantaginea* Grev. — *Scytosiphon lomentaria* Endl. — *Sphacelaria* sp. — *Cladostephus spongiosus* Lightf. — *Laminaria saccharina* Lamour et L. *flexicaulis* Le Jolis. — *Dictyota dichotoma* Lamour. — *Fucus serratus* L., F. *platycarpus* Thur., *Ascophyllum nodosum* Le Jolis.

### Phéoplastes.

On trouve des phéoplastes dans toutes les cellules, y compris les cellules initiales de Sphacelaria et de Dictyota et les zoospores des Phéosporées. Les seules exceptions que j'ai rencontrées sont relatives aux cellules stériles des conceptacles des Fucus, à leurs anthéridies et à leurs anthérozoïdes. Par contre, leurs œufs et leurs jeunes plantules en sont abondamment pourvus. Je n'ai pas examiné leurs cellules apicales.

Chez toutes les espèces, les phéoplastes ont tendance à se localiser à la périphérie, dans la couche superficielle du protoplasme. On peut suivre leurs divisions. Chez Sphacelaria, tous les phéoplastes d'une même cellule paraissent se diviser simultanément. Dans les cellules initiales, ils sont généralement plus petits.

Les phéoplastes paraissent élaborer dans leur sein de l'huile. En effet :

*a*) Sous l'action de divers réactifs, on les voit se contracter, et il perle à leur surface de très petits globules réfringents qui, avec le soudan en solution dans l'alcool ou le lactophénol, sont colorés en rouge.

*b*) Chez *Sphacelaria*, sous l'action du bleu d'indophénol naissant à dose toxique, il se forme à leur intérieur, vers leur périphérie, un cercle de corpuscules violets.

Chez *Pilayella* et *Punctaria*, on trouve accolés à chaque phéoplaste un ou plusieurs globules hyalins, réfringents, souvent assez volumineux, arrondis ou pyriformes (fig. 1 à 5 et fig. 10). Ces globules ne sont colorables ni par l'iode, ni par le bleu d'indophénol, l'acide osmique ou le soudan, ni par les colorants vitaux usuels. Ils ne sont pas biréfringents. Il est difficile de dire s'il ne s'agit pas de globules hydrocarbonés plutôt que de globules d'huile.

Un globule analogue s'observe dans chaque cellule superficielle de Scytosiphon (fig. 11, *a*). On en trouve aussi quelques-uns dans les cellules superficielles de Dictyota, mais ici libres dans le protoplasme, parmi les grains de fucosane avec lesquels il est facile de les confondre.

Il faut bien se garder, dans tous les cas, de commettre cette confusion. Ces globules hyalins n'ont aucun des caractères microchimiques ou chromatiques de la fucosane.

Les globules d'huile des zoospores des Laminaires, et des diverses cellules des Fucus, se colorent en violet par le bleu d'indophénol naissant.

## Vacuome.

On trouve des vacuoles typiques dans toutes les cellules, y comprises les cellules initiales de *Sphacelaria* et de *Dictyota* (fig. 8 et 12) où elles sont seulement plus petites que dans les cellules adultes.

Chez *Sphacelaria*, la figure 8 montre que, dans le sphacèle

la partie basilaire se distingue souvent de la partie terminale par la grandeur de ses vacuoles et son protoplasme peu abondant. Ceci montre que l'évolution du vacuome dans la cellule initiale précède la division qui doit séparer de cette cellule un article végétatif.

Le suc vacuolaire se colore vitalement par le rouge neutre et le bleu de Crésyl, avec métachromasie nette. Ce n'est qu'avec le bleu de Crésyl que j'ai vu s'y former des endochromidies, et seulement chez *Pilayella, Dictyota* et *Laminaria.* Elles apparaissent en général dès le début de la coloration, sous l'aspect de très petits globules violets animés de mouvements browniens. Elles ne tardent pas à se fixer aux parois de la vacuole et grossissent un peu. Elles restent sphériques chez *Laminaria* (fig. 13). Chez *Pilayella* (fig. 1 et 2, *m*) et *Dictyota,* elles se transforment en petits amas cristallins d'aiguilles mâclées en oursins. Il est impossible de les confondre avec des grains de fucosane.

Chez *Sphacelaria,* le suc vacuolaire est colorable et métachromatique, mais avant toute coloration, on y trouve constamment, même dans la cellule initiale, des globules incolores, soit libres et mobiles, soit fixés aux parois, parfois assez intimement pour que les courants protoplasmiques les entraînent (fig. 8 et 9, *b* ). Ces globules se colorent en violet pourpre par le bleu de Crésyl. Ils diffèrent des endochromidies ordinaires parce que le rouge neutre ne les colore pas. Ils n'ont pas non plus les réactions de la fucosane : le bleu d'indophénol les laisse incolores. Comme l'acétate de cuivre les colore en vert intense, ils sont sans doute de nature phénolique.

Chez *Cladostephus,* dans les ramules, les cellules superficielles ont un vacuome non colorable vitalement. On y trouve aussi des globules libres, également non colorables. Dans les grandes cellules axiales, le vacuome est colorable, mais nettement acide, et non métachromatique.

Le vacuome des Sphacélariées fait donc exception à la

règle commune, et la composition de son chromidium diffère de celle qu'on trouve chez les autres Algues brunes, laquelle est conforme au type général décrit par M. P.-A. Dangeard.

## Grains de Fucosane.

### A. — *Diagnose et nature.*

Ce sont des granules ou des globules, parfois vésiculeux, qu'on observe uniquement dans le protoplasme, chez toutes les espèces étudiées. Leur présence paraît constante, au moins dans les cellules végétatives. Ils peuvent être très petits, et leur taille ne dépasse jamais celle des globules hyalins accolés aux phéoplastes des *Pilayella* et des *Punctaria*. On les reconnaît aux caractères microchimiques et chromatiques suivants :

a) *Coloration vitale facile et énergique par le bleu de Crésyl et le rouge neutre.*—Ils ne sont pas métachromatiques vis-à-vis de ces colorants, ce qui indique une réaction acide. Leur coloration est au moins aussi facile que celle du vacuome : ce n'est que dans les cellules superficielles des *Fucus* qu'on voit le vacuome se colorer avant la fucosane. Les colorations obtenues sont intenses et, de plus, pratiquement irréversibles, au contraire de celles du vacuome.

Le violet Dahlia les colore vitalement en violet. Le bleu de méthylène les colore lentement (contrairement aux données classiques) ordinairement en bleu, mais parfois, chez *Pilayella*, en violet. Mais on sait que cette métachromasie vis-à-vis du bleu de méthylène ne relève pas de la réaction acide ou alcaline.

b) *Coloration vitale énergique, en bleu violacé, par le bleu d'indophénol naissant.* — Quand on prépare le colorant à l'aide du naphtol α, la teinte prise par la fucosane diffère de celle que prennent les globules gras des *Fucus*, qui est

plutôt violet-pourpre, mais il faut quelque attention pour faire la distinction. Cette réaction est commune aux corps gras et aux essences (Policard, Mangenot et Guilliemond) et aux oxydases (réaction de W. Schultze, 1911). Elle est probablement liée ici à la présence d'un complexe tanoïde et phénolique. La fucosane ne paraît pas soudanophile, ni oxydasique.

c) *Réduction de l'acide osmique.* — Cette réaction paraît aussi liée à l'existence d'un complexe tanoïde, plutôt qu'à la présence de corps gras.

d) *Coloration en rouge par la vanilline chlorhydrique* (solution saturée à froid de vanilline dans HCl étendu de son volume d'eau). Cette jolie réaction, classique, n'est toutefois pas constante (voir plus loin, page 162).

e) *Réactions des tanoïdes.* — Teinte brun-noir après séjour dans une solution de sulfate de fer, jaune orangé avec l'acétate de cuivre, jaune clair avec l'acide chromique dilué, brun-jaune sale avec l'acétate de plomb. J'ai étudié ces réactions particulièrement chez *Pilayella littoralis* et dans les sphacèles de *Sphacelaria.*

f) *Coloration en jaune-brun par le réactif iodo-ioduré.* — Cette réaction est souvent peu nette. Elle est évidente chez *Pilayella,* mais la teinte prise est très peu caractéristique, et ne permet guère d'affirmer la présence, dans les grains de fucosane, de substances hydrocarbonées. D'ailleurs, d'après M. P. Dangeard, les vacuoles tanifères des Ifs sont aussi colorables par l'iode.

En définitive, l'existence, dans les grains de fucosane, d'un complexe tanoïde ou phénolique paraît incontestable. C'est ce qu'ont déjà montré H. Kylin et G. Mangenot. Quant à la nature exacte de ce complexe, je ne l'ai pas envisagée dans ce travail.

## B. — *Morphologie.*

Les grains de fucosane sont constamment entraînés par les courants protoplasmiques.

Les plus ténus suivent ces courants sans se déformer, en demeurant sphériques. Il n'en va pas de même des plus gros, que les courants protoplasmiques étirent en fuseaux ou en larmes (fig. 3 et fig. 9), parfois très effilées.

Chez *Pilayella*, les déformations incessantes des gros grains de fucosane rappellent d'une façon frappante des mouvements amiboïdes (fig. 3). Mais ces mouvements sont passifs, et non actifs comme le croyait Crato. Ils n'en sont pas moins réels, quoi qu'en dise G. Mangenot.

Cette plasticité des gros grains tient à leur consistance semi-fluide. Ceux de *Pilayella* sont même de véritables vésicules aqueuses, où les colorants vitaux font précipiter au début de leur action, des corpuscules intensément colorés, animés de mouvements browniens dans un suc incolore (fig. 5).

Cependant, il ne s'agit pas de vacuoles spécialisées, comme le pensait H. Kylin, car on peut extraire les grains de fucosane des cellules déchirées, sous le microscope, en particulier chez les Laminaires. Ainsi extraits, ils ne prennent pas toujours une forme globuleuse, ce qui indique qu'ils ont une paroi propre demi-solide.

Enfin, chez *Pilayella*, des aspects comme ceux de la figure 4 paraissent indiquer que les plus petits grains (et ceux là seulement) peuvent se multiplier par division.

Notons qu'on trouve toutes les transitions entre les plus petits granules de fucosane et les plus gros globules vésiculeux, et que tous ont sensiblement les mêmes caractères microchimiques et chromatiques.

### C. — *Localisation dans les cellules.*

Au contraire des phéoplastes, les grains de fucosane ont tendance à se localiser autour du noyau.

Si chez *Pilayella* on en trouve parfois en abondance dans les parties périphériques, ce n'est guère que vers l'équateur de la cellule, et par suite d'une migration de grains venant des régions périnucléaires (fig. 1 et 2).

### D. — *Evolution des grains de fucosane.*

Chez *Sphacelaria*, dans le sphacèle, autour du noyau, on trouve une énorme accumulation de grains de fucosane de toutes tailles (fig. 8). Ces grains sont colorables en orangé par la vanilline chlorhydrique.

Dans les cellules adultes, on ne trouve au contraire qu'un petit nombre de grains, tous volumineux, autour du noyau (fig. 9), et ils ne sont plus colorables par la vanilline en orangé, mais en vert-bleu.

De plus, au moment où chaque article végétatif se sépare du sphacèle, il emporte une provision de grains de fucosane, et on peut s'assurer que, par la suite, cette provision ne s'accroît pas en nombre, bien que l'article devienne pluricellulaire.

Ces faits prouvent que le sphacèle est le lieu à peu près exclusif de formation de la fucosane, que les grains, d'abord très petits, grossissent ensuite, et qu'en même temps leur composition chimique évolue.

Il en est de même chez *Dictyota dichotoma*, mais d'une manière moins absolue, ce qui tient à la faculté de croissance qu'ont ici les cellules jeunes qui viennent de se détacher de la cellule initiale (fig. 12).

Au contraire chez *Pilayella*, où chaque cellule peut inter-

venir pour l'allongement du thalle, toutes contiennent des granules non évolués à côté de gros grains adultes. En outre, ici, l'évolution chimique est moins accusée, la fucosane restant colorable en rouge par la vanilline à tous les stades.

### E. — *Mode de formation des grains de fucosane.*

A tous les stades, les grains de fucosane authentiques sont dans le protoplasme, et ce n'est qu'accidentellement qu'on les trouve accolés aux phéoplastes. Ils ne sont donc formés ni par ces derniers, ni par précipitation dans les vacuoles.

Leurs primordia sont évidemment les très petits granules décrits particulièrement chez *Pilayella*. Or, nous avons vu que ces granules paraissent se multiplier par division. Je proposerai donc, *mais seulement à titre d'hypothèse de travail*, la conception suivante. Les grains de fucosane sont des globules vésiculeux provenant de l'évolution tout à la fois morphologique et chimique de très petits primordia, lesquels ont déjà la plupart de leurs caractères chimiques. Ces primordia sont des éléments caractéristiques des cellules jeunes, où ils se multiplient par division. Ceux qui évoluent pour donner les grains de fucosane paraissent perdre ce pouvoir de multiplication.

Cette hypothèse rappelle les conclusions de Le Touzé (1911, *R. G. de Bot.*, t. XXIV) qui croit que les grains de fucosane se forment par condensation de la fucosane à la surface de plastes spéciaux, colorables par l'hématoxyline ferrique, qu'il a observés dans les cellules très jeunes des *Fucus*.

## Eléments reproducteurs.

Dans les zoospores de *Pilayella* (fig. 6) on retrouve une vacuole métachromatique, où le bleu de Crésyl fait précipiter des endochromidies globuleuses, et de nombreux petits

grains de fucosane, localisés dans la région périphérique. Dans les jeunes sporanges, on peut voir ces éléments se former aux dépens de ceux de l'algue mère. Les zoospores des sporanges pluriloculaires renferment aussi des corpuscules métachromatiques et des grains de fucosane, mais ceux-ci les uns petits, les autres gros (fig. 7).

Les zoospores des *Cladostephus* (sporanges uniloculaires) rappellent beaucoup leurs homologues des *Pilayelles.* Celles des Laminaires renferment des globules gras, sans doute aussi de la fucosane, mais sur ce dernier point mes observations sont insuffisantes.

Dans les oosphères des *Fucus*, la fucosane est abondante. Par contre, dans les anthéridies, elle disparaît de bonne heure (fig. 14 et 15), et les anthérozoïdes en sont dépourvus (fig. 16). De plus, dans les anthéridies, on voit les vacuoles se multiplier et devenir très petites par déshydratation, et c'est de petits métachromes sphériques qui constituent le vacuome des anthérozoïdes (fig. 16).

Ces observations montrent que — au moins dans plusieurs cas — les grains de fucosane se comportent comme un patrimoine héréditaire, à la manière des plastes. Leur régression dans les anthérozoïdes des *Fucus* est à mettre en parallèle avec celle des phéoplastes dans les mêmes éléments.

## II. — CELLULES DES CHLOROPHYCÉES

L'unique espèce étudiée a été *Ulva enteromorpha* le Jolis. Dans les cellules végétatives, le vacuome est métachromatique. Sous l'action du bleu de Crésyl, la métachromatine précipite en sortes de bâtonnets cristallins, violets, qui sont groupés en faisceaux ou en balais.

Dans chaque zoospore, on retrouve une vacuole métachromatique où le rouge neutre fait apparaître des endochromidies globuleuses.

Dans aucune cellule on ne trouve d'éléments qui rappellent des grains de fucosane.

## III. — CELLULES DES FLORIDÉES

Chez les espèces étudiées (*Laurencia pinnatifida* Lamour., *Polysiphonia fastigiata* Grev., *Chondria* sp., *Petrocelis cruenta* J. Ag., *Rhodochorton floridulum* Næg., *Plocamium coccineum* Lyngb., *Ceramium rubrum* Ag., *Gracilaires*, etc...), et au moins dans les cellules végétatives rien non plus ne rappelle la fucosane.

A peu d'exceptions près, le vacuome est métachromatique, et on peut y faire apparaître des endochromidies sous l'action des colorants vitaux. L'aspect de ces endochromidies peut varier selon le colorant employé. Dans les tétraspores des *Petrocelis* et dans certaines cellules des *Actinococcus*, avec le rouge neutre, on a des endochromidies en bâtonnets ou en fuseaux solides, libres et mobiles dans le suc vacuolaire. Dans les cellules des *Petrocelis* et dans les jeunes carpospores encore plus évoluées des *Ceramium* et des *Gracilaires*, avec le même réactif, ce sont des globules d'aspect oléagineux, qui se fixent aux parois de la vacuole et peuvent alors être étirés, par les courants protoplasmiques, en fuseaux effilés, instables. Souvent aussi, les endochromidies, d'abord globuleuses, se transforment en amas de cristaux en aiguilles, mâclés en oursins ou groupés en faisceaux : ceci arrive dans les cellules des *Petrocelis*, avec le bleu de Crésyl.

C'est aussi le cas des *Polysiphonia* : mais ici, le vacuome des cellules adultes n'est plus métachromatique (peut-être à cause de la présence de tanins). Toutefois, au sommet des rameaux, dans les cellules les plus jeunes, la métachromasie est souvent nette. Ce n'est qu'avec l'âge qu'elle disparaît. Cette évolution du vacuome chez *Polysiphonia fastigiata*

rappelle beaucoup ce qu'a décrit M. P. Dangeard dans les méristèmes des Gymnospermes. La non métachromasie se retrouve chez une autre Rhodomélée, *Chondria* sp. ; le chromidium est acide, mais, sous l'action du bleu de Crésyl, quand les endochromidies ont précipité, on trouve qu'elles ont emporté toute l'acidité, et qu'il reste un suc alcalin. Ceci montre bien la complexité des phénomènes en jeu, ainsi que de l'ensemble de substances que nous appelons « métachromatine ».

Les globules oléagineux des Floridées sont colorables en bleu violacé par le bleu d'indophénol. Dans certaines conditions anormales, ils peuvent passer dans le vacuome où on les retrouve libres et mobiles (*Petrocelis*, *Rhodochorton*). Ils ne sont pas colorables par le bleu de Crésyl et le rouge neutre, pas plus que l'amidon floridéen.

Dans les cellules initiales et les cellules jeunes, les vacuoles sont souvent plus petites, et leur chromidium plus concentré.

Dans les tétraspores de *Petrocelis*, les vacuoles, toujours métachromatiques, sont sphériques, et encore relativement volumineuses. Elles peuvent être très petites chez d'autres espèces (*Rhodochorton*).

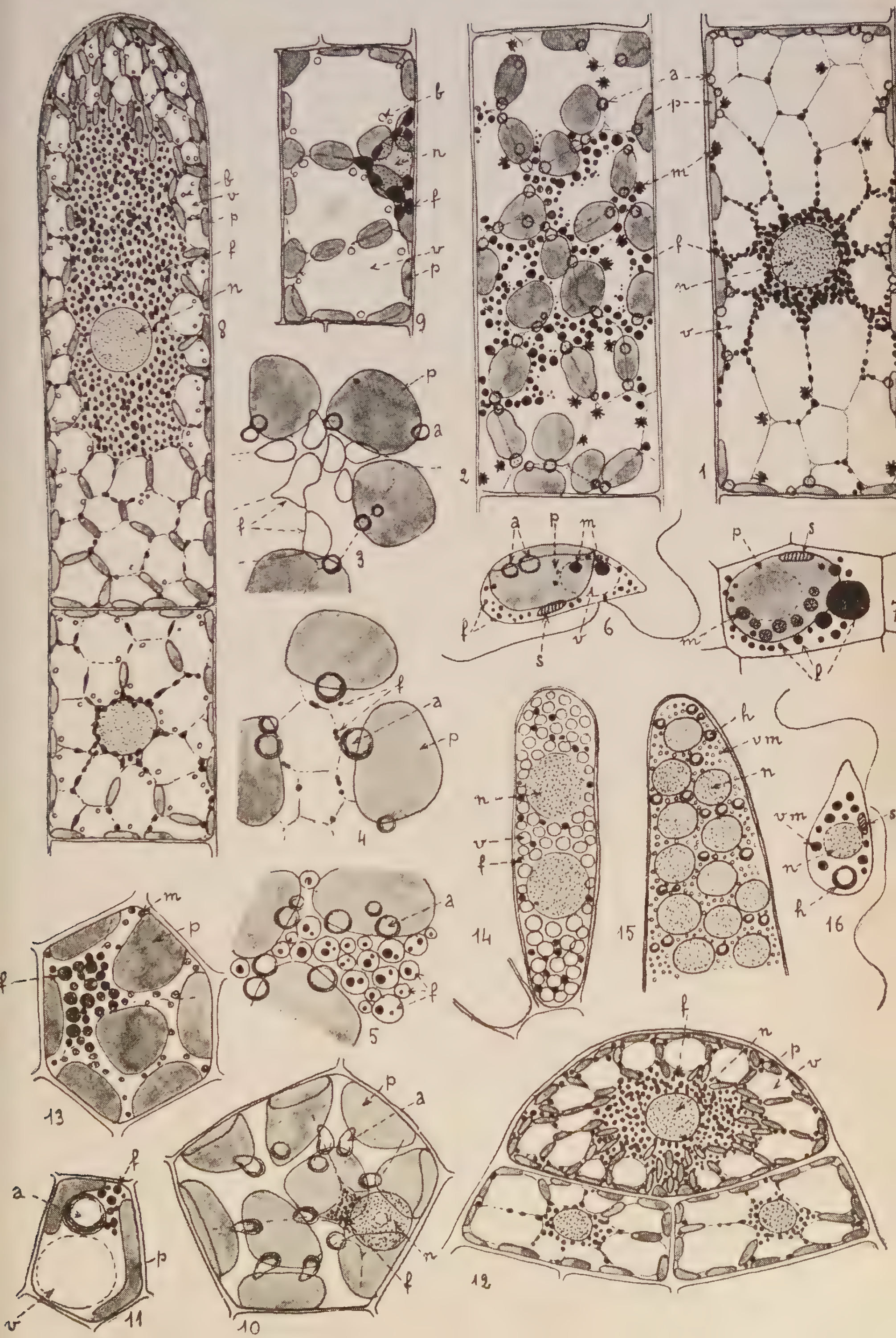
Dans les carpospores mûres, on retrouve un vacuome volumineux, formé de grandes vacuoles (*Gracilaires*, *Ceramium*, *Plocamium*).

En terminant, je tiens à remercier bien vivement M. P.-A. Dangeard, sans les conseils et les directions de qui je n'aurais pu mener ce travail à bonne fin.

## EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

1. — Pilayella littoralis, coupe optique axiale d'une cellule colorée au bleu de crésyl.
2. — *Idem*, mise au point superficielle.
3. — *Idem*, détail d'une cellule non colorée, plus grossi ; pseudo-amœbisme des grains de fucosane vésiculeux.
4. — *Idem*, *id*, grains de fucosane très petits, paraissant se multiplier par division.
5. — *Idem*, début de la coloration vitale des grains de fucosane vésiculeux.
6. — *Idem*, — Zoospore d'un sporange uniloculaire, plus grossi, bleu de crésyl.
7. — *Idem*, Zoospore d'un sporange uniloculaire non encore mûr.
8. — Sphacelaria, Sphacèle et article sous-jacent indivis.
9. — *Idem*, cellule d'un article adulte, plus grossie.
10. — Punctaria plantaginea, cellule superficielle du thalle.
11. — Scytosiphon lomentaria, *idem*.
12. — Dictyota dichotoma, cellule initiale.
13. — Laminaria saccharina, cellule superficielle de la fronde, bleu de crésyl.
14. — Fucus serratus, jeune anthéridie binucléée.
15. — *Idem*, portion d'une anthéridie plus âgée, à noyaux nombreux.
16. — *Idem*, Anthérozoïde, plus grossi, bleu de crésyl.

(n : noyaux ; p : phéoplastes ; v : vacuoles ; m : corpuscules métachromatiques ; vm : métachromes ; f. grains de fucosane ; a : globules hyalin accolés aux phéoplastes de Pilayella et Punctaria ; h : globule gras : s : stigmas).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
a
p
m
f
n
v
b
s
h
vm

# Etude cytologique de l'hyménium de *Mycena galericulata* Scop.

Par R. Kuhner

---

Patouillard (1) a montré que le nombre de stérigmates des basides pouvait être utilisé pour distinguer certaines variétés du *Mycena galericulata* ; il a décrit et figuré (1884, nº 214) une forme bisporique (*carneifolia*) et plus tard (1885, nº 317) une variété à lames blanchâtres et à basides tétrasporiques.

D'après nos observations il existe des formes à lamelles rosées aussi bien dans la variété bisporique que dans l'autre.

Les systématiciens et floristes modernes considèrent généralement comme type de l'espèce la première variété qu'ils caractérisent en outre par les poils d'arête portant au sommet un panache d'appendices $\pm$ allongés.

Lange (2) puis Ricken (3) décrivent des poils d'arête mutiques et glabres chez des espèces tétrasporiques qu'ils considèrent comme analogues au type du *M. galericulata*.

Nous avons pourtant récolté les formes tétrasporiques avec les mêmes poils d'arête hérissés que les formes bisporiques et nous avons acquis la certitude que le *Mycena galericulata* typique est tantôt bisporique et tantôt tétras-

1. Patouillard, *Tabulæ analyticæ fungorum*, 1884-1885.
2. Lange (J. E.), *Studies in Agarics of Denmark* (*Kjobenhavn. Dansk. Bot. Arkiv.*, 1914).
3. Ricken (A.), *Die Blätterpilze* (*Agariceæ*), 1915.

porique, ce caractère n'étant en corrélation constante avec aucun autre.

La variété à quatre spores ayant été étudiée cytologiquement par Wager et par R. Maire, nous avons porté notre attention sur le type bisporique que nous avons fixé au picroformol et coloré à l'hématoxyline ferrique. La planche V figure nos observations.

Les hyphes sous hyméniales sont uninucléées ; les noyaux y sont assez volumineux (2,5-3 μ), globuleux et pourvus, outre le nucléole, de karyosomes irréguliers et d'assez grande taille qui les rendent fortement basophiles.

Notre figure 18 *bis* montre une télophase étirée de la mitose qui fournit le noyau de la jeune baside ; celle-ci, originellement étroite et ± cylindracée (fig. 1) ne contient dès le début, comme l'article qui lui a donné naissance, qu'un seul noyau ; ce dernier s'y trouve placé à mi-hauteur ou un peu plus bas ; on y voit un nucléole assez gros, souvent entouré d'une auréole claire qui le fait paraître extra-nucléaire, d'autant plus qu'on ne distingue pas de membrane nette autour du noyau ; la masse nucléaire proprement dite, formée de granules chromophiles très serrés, n'a pas de forme bien définie car, occupant tout le diamètre de la jeune baside, elle se moule ± sur celle-ci. A ce stade le cytoplasme contient un certain nombre de précipitations basophiles appliquées contre le noyau ; il n'est alors pas toujours facile de les distinguer du nucléole sauf par leur taille en général plus petite ; leur présence ne permet pas de se prononcer avec certitude sur l'existence d'un centrosome.

Un peu plus tard, alors que les précipitations dont il vient d'être question sont encore en contact étroit avec le noyau, le contenu de ce dernier se modifie ; on peut y discerner un réseau, d'ailleurs dense et difficile à débrouiller, formé de filaments toruleux, irréguliers, inégalement colorables.

Bientôt les précipitations s'éloignent du noyau ; on peut en compter de trois à six par exemple, tant dans la partie

supérieure de la baside que dans son pied ; en même temps le noyau augmente de taille, mais l'étroitesse de la baside l'oblige à prendre une forme elliptique qu'expriment bien les dimensions moyennes : 7-9 × 3-4 μ ; son contenu montre, en plus du nucléole, les filaments chromatiques du spirème, maintenant très distincts, à cause de leur emmêlement lâche ; ils sont lisses et non plus toruleux et uniformément colorables (fig. 3, 9, etc...)

A partir de ce stade, même quelquefois avant, le sommet de la baside commence à se renfler ; dès qu'elle est devenue claviforme le noyau se rapproche de son sommet ; il y trouve de plus en plus de place ce qui lui permet souvent de reprendre une forme sphérique (diamètre 5-6,5 μ) ; son contenu change aussi d'aspect : les filaments chromatiques encore nettement distincts, sont beaucoup plus serrés et reprennent une allure irrégulière et granuleuse hétérogène En même temps les précipitations basophiles du cytoplasma disparaissent définitivement (fig. 5, 11).

La structure hétérogène des filaments chromatiques s'accuse avec l'âge et on arrive à des stades de peu de durée où les filaments peu colorables portent des nœuds qui le sont encore beaucoup (fig. 8). C'est alors qu'on peut distinguer dans les cas favorables deux centrosomes appliqués contre la membrane de la baside au sommet du noyau ; ceux-ci sont bientôt faciles à trouver parce qu'ils occupent les sommets de deux cônes résultant de l'étirement de la région supérieure du noyau (fig. 14, 16) ; le contenu de ce dernier se rompt en fragments nombreux, irréguliers et d'abord inégaux qui sont rapidement attirés vers le sommet de la baside en même temps qu'ils tendent à prendre une taille uniforme ; le nucléole disparaît alors brusquement et on arrive à un stade correspondant aux figures 13, 15, 17, où l'on peut compter, dispersés dans toute la région supérieure de la baside, de douze à vingt (parfois même plus) granules basophiles ; il est toujours délicat de les interpréter étant donné qu'on

ne distingue pas toujours les centrosomes (fig. 17) et que l'on ignore le mode de disparition du nucléole qui est peut-être précédé d'une fragmentation.

Le fuseau achromatique apparaît alors, en général transversal ou oblique, à peine visible entre les deux centrosomes et les chromosomes se groupent à l'équateur ; nous avons étudié de nombreuses préparations de ce stade qui dure probablement assez longtemps mais sans parvenir à dénombrer exactement les chromosomes ; tout ce que nous pouvons affirmer c'est qu'il y en a certainement bien plus de deux (fig. 18, 19, 20, 21, 28) ; le nombre probable doit se trouver entre six et douze (la fig. 24 représente un fuseau vu obliquement par un bout).

Très vite, après la métaphase, les chromosomes fils se rejettent vers les pôles et pendant un court instant on ne distingue plus à la place du centrosome qu'une masse uniformément chromatique à contour lobé (nous avons compté parfois 5 ou 6 lobes, fig. 22, 23) ; des traînées de chromatine, en retard sur les filaments du fuseau qui paraissent en petit nombre (3 ou 4 au plus) s'observent dans nos figures 25, 26 et 33 (les fig. 25 et 26 représentent des basides vues par le sommet).

Les deux noyaux fils qui semblaient formés par une agglomération de granules ne tardent pas à s'organiser ; le nucléole apparaît du côté interne, accompagné de karyosomes (fig. 27); ceux-ci disparaissent assez tôt, en même temps que les noyaux augmentent de taille, passant de 2 $\mu$ à 3 ou 4,5 $\mu$ ; leur contenu très finement granuleux ou spongieux perd sa colorabilité et laisse par suite admirablement distinguer deux granulations sphériques, très basophiles, nettement inégales dans chacun d'eux : la plus grosse, tournée vers l'intérieur de la baside est le nucléole ; l'autre, placée au point où la membrane de la baside est tangente au noyau est le centrosome (fig. 29).

Sitôt après cette différenciation les deux noyaux fils des-




*Mycena galericulata*.

cendent dans la baside, guidés par leur centrosome qui paraît les obliger à rester au contact de la membrane en gardant une orientation constante ; lorsqu'ils s'arrêtent ils quittent pourtant cette position et se rassemblent ou s'accolent au milieu de la baside dans une région très vacuolaire (fig. 32) ; c'est alors que les deux stérigmates apparaissent comme des bosses d'abord obtuses ; il est clair que les centrosomes ne sont pour rien dans leur poussée puisqu'il est très facile de voir qu'ils restent toujours au contact des noyaux.

Les stérigmates se développent de plus en plus et peu de temps après que leur sommet a commencé à se dilater pour former la jeune spore, les noyaux prennent la forme d'une poire ou d'une larme dont la pointe, occupée par le centrosome est tournée vers le haut et dont la base renferme le nucléole de plus en plus réduit puis à peine discernable (fig. 37) d'autant plus difficilement que quelques granulations ou traînées chromophiles apparaissent dans le nucléoplasme. Les noyaux ainsi modifiés s'engagent dans les stérigmates ; lorsque, les centrosomes ayant atteint leur sommet, ils y sont comme moulés (fig. 34, 45) leur structure disparaît parce qu'ils deviennent uniformément basophiles.

A ce moment la spore a atteint un développement très avancé qui a nécessité un apport considérable de cytoplasme de la part de la baside dont la plus grande partie est maintenant occupée par une grande vacuole ; la partie supérieure du noyau commence à s'engager dans la spore en se renflant aussitôt mais la partie inférieure, encore dans le stérigmate, semble repoussée en sens inverse ce qui produit un étirement considérable du noyau primitif qui finit par se briser dans le stérigmate en son point le plus étroit (fig. 46, 51). Nous pensons qu'il faut considérer cette division nucléaire comme une mitose à détails masqués par la basophilie uniformément énergique des éléments ; on ne peut en effet qu'être frappé de la similitude que présentent nos figures 36 et 46 avec les figures représentant des télophases de mitoses au-

thentiques comme celle de la figure 18 *bis* par exemple. La partie du noyau qui a pénétré dans la spore s'y réorganise aussitôt en un noyau globuleux de 2 μ environ, pourvu d'un nucléole et de quelques karyosomes ; assez souvent, pourtant, elle s'y divise immédiatement (alors même qu'elle est encore en contact avec la partie qui reste dans le stérigmate fig. 44, 50, 51), par un procédé qui ressemble à un étirement mais dont l'aspect final (fig. 39, 43, 48) rappelle trop les télophases des mitoses pour ne pas leur être assimilé d'autant plus que certains stades (fig. 41, 44, 49) montrent un fuseau ± net. Quoi qu'il en soit cette division aboutit à la formation de spores binucléées. La partie du noyau qui est restée dans le stérigmate continue à descendre, laissant un instant au-dessus d'elle une traînée chromatique qui doit représenter les vestiges d'un fuseau étroit (fig. 36) ; elle s'arrête dès qu'elle a atteint la calotte de cytoplasme apicale de la baside ; parfois l'une de ces masses se divise par une mitose dont nous n'avons vu que la télophase étirée (fig. 35) (comme dans le cas des spores cette mitose peut être très précoce et commencer avant que la première division intrastérigmique ne soit achevée fig. 47) ; plus rarement les deux masses se divisent (suivant des axes perpendiculaires dans le seul cas de double division que nous ayons observé).

Le résultat final est que l'on trouve dans la calotte cytoplasmique apicale des vieilles basides qui portent des spores nucléées ou qui en ont porté, deux à quatre noyaux qui semblent rester toujours sous la forme de masses, parfois oblongues (fig. 38, 44, 49, 50) uniformément chromatiques où l'on ne peut distinguer aucun détail de structure.

Il nous reste à comparer maintenant ces résultats avec ceux obtenus par les auteurs qui nous ont précédé.

Après Wager (1) dont plusieurs résultats sont difficilement admissibles aujourd'hui, R. Maire (2) a étudié la forme

1. Wager, *On the presence of centrospheres in Fungi* (*Ann. of Bot.*, VIII, 1894).
2. R. Maire, *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes*, 1902.

à basides tétrasporiques de *Mycena galericulata.* Il a noté que les cellules sous hyméniales et les jeunes basides sont binucléées et a même figuré les mitoses conjuguées qui fournissent les noyaux des jeunes basides ; ces caractères sont constants chez les basidiomycètes ; les seules exceptions jusqu'ici connues dans le groupe qui nous occupe étaient constituées par des *Hygrocybe* que R. Maire (*loc. cit.*) avait même séparés en un genre spécial *Godfrinia* (1). Nous avons montré récemment, d'accord avec son éminent créateur (*in litt.*) que ce genre ne pouvait pas être maintenu (2).

Il résulte du présent travail que la forme à basides bisporiques de *Mycena galericulata* est un *Godfrinia* puisque ses jeunes basides, comme ses hyphes sous hyméniales, ne renferment à l'origine qu'un noyau (3). Le comportement ultérieur du noyau de la forme bisporique est assez semblable à celui de la forme étudiée par Wager et par R. Maire (à cela près qu'il y a bien entendu une mitose en moins) mais jamais nous n'avons observé de « nebenkern » au sommet de la baside ni d'étirement du noyau en « larme batavique » lors de son ascension vers le sommet de la baside ; par contre les figures que nous avons obtenues sont, surtout celles des mitoses toujours plus complexes que celles représentées par R. Maire et se rapprochent plus, par certains côtés, de celles de Wager.

En ce qui concerne le passage des noyaux fils dans les spores nous ne croyons pas que l'on ait jamais signalé les phénomènes compliqués que nous avons observés et qui représentent, en définitive, une *mitose* supplémentaire, longitu-

1. Tout récemment R. Bauch a montré que la forme bisporique de *Camarophyllus virgineus* a les caractères cytologiques des *Godfrinia* (Zeitschr. f. Bot. XVIII, p. 337-387, 1926).

2. *Hygrocybe constans* J. E. Lange qui est, d'après nos recherches un *Godfrinia* doit prendre désormais le nom de *Hygrocybe Langei* R. Kühner, le premier nom ayant déjà été employé antérieurement par Murrill, pour désigner une autre espèce du même genre.

3. On ne trouve pas chez *M. galericulata* les callosités basophiles qui existent si volumineuses sur les cloisons transversales des articles subhyméniaux des *Hygrocybe.*

dinale *dans les stérigmates.* Pourtant R. Maire a très bien figuré (pl. V, fig. 12) le passage des noyaux dans les spores mais sans l'interpréter exactement ; il a fort bien vu l'étirement considérable du noyau lors de son passage dans le stérigmate mais sans se rendre compte qu'il y a en général rupture de la masse chromatique ainsi étirée ; il est, par suite, forcé d'expliquer l'existence des quatre masses chromatiques que nous montre sa figure 13, planche V, dans une baside à spores déja nucléées, par le fait qu'il y aurait trois divisions dans le baside ; il faut d'ailleurs remarquer qu'il ne donne aucun détail sur cette troisième division et qu'il ne la figure pas, vraisemblablement parce qu'il ne l'a jamais vue.

R. Maire admet de plus que les basides de *Mycena galericulata* peuvent présenter deux générations de spores ; nous ne discuterons pas cette opinion mais nous pensons qu'il n'y a qu'un moyen de la vérifier : c'est de suivre l'évolution de la baside sur du matériel vivant.

# Le Développement du Boletinus cavipes (Opat.) Kalch.

Par R. Kühner

---

Le *Boletus cavipes* Opat. est le seul (1) représentant français du genre *Boletinus* démembré du grand groupe des Bolets par Kalchbrenner.

C'est une espèce montagnarde que nous retrouvons chaque année pendant les mois d'août et de septembre dans les Alpes de Savoie (environs de Brides-les-Bains), dans les prés enclavés ou plus souvent le long des lisières ou dans de petits bouquets d'arbres, accompagnant constamment le mélèze.

Elle est bien facile à reconnaître :

1° à son chapeau toujours ± conique (même pointu chez les jeunes) dont le revêtement fauve ou jaune doré (forme *aureus* Rolland) est fortement tomenteux peluché et sec ;

2° à ses pores amples (1-3 mm.) anguleux et allongés radialement, composés, décurrents ;

3° à son stipe creux, couvert jusqu'à un anneau ± cortiniforme d'un revêtement semblable à celui du chapeau.

La chair ne bleuit pas à l'air en présence de teinture de gaïac (absence d'oxydases) ; les spores, jaunes s. l. et fusoïdes nous ont donné comme mesure 9 × 3,5-4 μ ; les basides, lon-

1. C'est évidemment par erreur que Bigeard et Guillemin (Flore des champignons supérieurs de France, tome II, p. 345) ont placé dans le genre *Boletinus* le *B. Tridentinus* Bres. ; cette espèce, comme le remarquent d'ailleurs les auteurs,est affine à *B. flavus* et doit par conséquent porter le nom de *Ixocomus Tridentinus* (Bres.) Bataille.

guement claviformes. : 40-45 × 6-8 μ portent 2, 3 ou 4 stérigmates ; les cystides sont très nombreuses sur les parois des tubes ; elles sont cylindracées, incolores et à parois minces.

Nous avons récolté un grand nombre d'échantillons de tout âge de cette espèce que nous avons fixés au picroformol sur place en vue d'en étudier le développement ; cette étude a été faite au moyen de la méthode classique d'inclusion à la paraffine suivie d'une coloration à l'hématoxyline ferrique. Les résultats essentiels sont figurés dans les Pl. VI et VII.

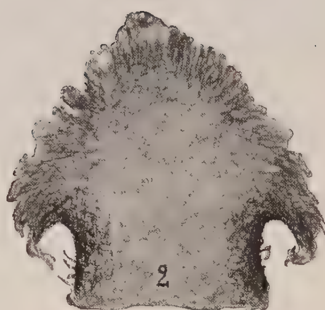
Le développement des Bolets est encore très peu connu ; nous croyons que les seuls travaux sur ce sujet sont ceux de Zeller (M. S.) qui ont porté sur une espèce : *Ceriomyces Zelleri* (1) et les nôtres propres publiés ici même, où nous avons étudié les *Boletus flavus, lividus et parasiticus* (2) ; ces quatre espèces se sont montrées gymnocarpes, même le *Boletus flavus* qui présente un anneau ; nous avons pensé qu'il serait peut être intéressant d'étudier une autre espèce à anneau appartenant à une section différente du groupe des Bolets.

Au début le carpophore est une masse ± cylindracée et des stades de 2 mm. de haut peuvent ne présenter encore aucune différenciation en stipe et chapeau ; pourtant c'est généralement lorsque le champignon atteint cette taille que le chapeau commence à se montrer sous forme d'une légère dilatation de la partie supérieure du primordium (fig. 1) ; le pileus s'élargit ensuite de plus en plus de sorte que l'on arrive à des stades tels que celui que nous représentons figure 2 où il présente une marge bien développée, retombante mais de structure extrêmement lâche, figurant en quelque sorte une légère cortine appendiculée ; le fait que la marge piléique se recourbe vers le bas entraîne la formation, sous le cha-

1. Zeller (M.-S.) The development of the carpophores of *Ceriomyces Zelleri* (Mycologia 1914, p. 235-238).

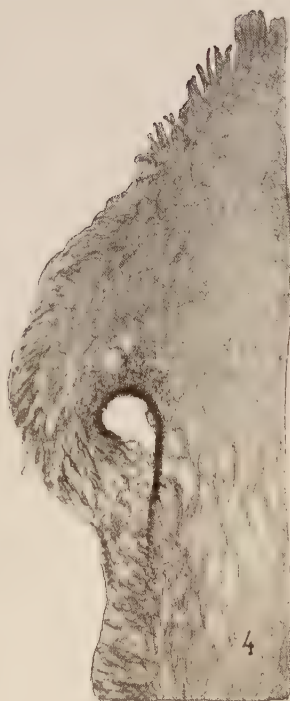
2. Kühner (R.) Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacées (Le Botaniste. Série 17 p. 194-204.)










*Boletinus cavipes*

peau, d'un sillon annulaire à concavité tournée vers le sol ; c'est le sillon hyménial. Il est curieux de constater que, bien que le carpophore ne mesure encore que 3 mm. de hauteur, les caractères spécifiques sont déjà bien marqués ; on constate en effet que la région axiale du stipe (qui se résorbera avec l'âge puisque le pied de l'adulte est creux) se différencie nettement de la zone périphérique par sa faible affinité pour l'hématoxyline et que le chapeau, devenu conique, présente un revêtement d'hyphes dressées perpendiculairement à sa surface constituant un tomentum. Le sommet du stipe est déjà tapissé d'un véritable hyménium caractérisé par sa texture palissadique à éléments dressés, densément serrés et très basophiles ; cet hyménium est encore parfaitement uni mais il présente des cystides saillantes bien formées et produit déjà quelques spores ; il manque par contre totalement dans la partie proprement piléique du sillon hyménial.

Sur un carpophore de 6 mm. de haut (fig. 3 et 4) nous observons plusieurs changements importants :

1° Le stipe commence à se creuser vers la base.

2° L'hyménium tapisse maintenant entièrement le sillon hyménial, mais il est facile de s'assurer que ses éléments sont de plus en plus jeunes au fur et à mesure que l'on s'approche du bord du chapeau et il n'y a guère qu'à la surface du stipe que les cystides et les spores sont complètement développées ; à l'inverse de ce que nous avons observé chez *Ixocomus flavus*, l'hyménium n'occupe ici que le sommet du stipe; toutefois sa limite inférieure n'est pas tranchée (contrairement à ce qui se passe chez les vrais angiocarpes) et l'on trouve tous les passages entre le véritable hyménium à éléments de taille assez petite et très basophiles (fig. 5) et la surface stérile du stipe ; notre figure 6 représente un tel intermédiaire ; on y voit des basides rudimentaires reconnaissables à leur forme $\pm$ en massue et à leur contenu très basophile, dispersées au milieu de cellules stériles qui les dépassent

La surface hyméniale est encore à peu près unie, sauf vers sa base, sur le stipe, où elle présente de très légères ondulations.

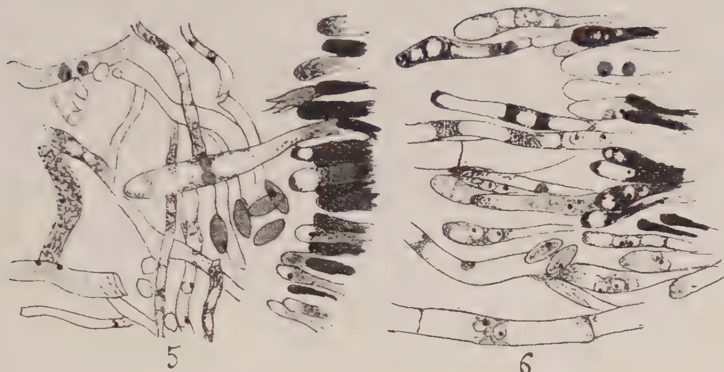
3° La marge piléique s'incurve et ses hyphes, lâchement entrelacées se développent abondamment, formant un voile partiel cotonneux qui vient rejoindre la surface du stipe, transformant le sillon hyménial en une cavité annulaire parfaitement close, à section transversale subcirculaire ; mais ce reploiement se produisant alors que la marge du chapeau est encore relativement courte, celle-ci, au lieu d'atteindre la partie stérile du stipe vient buter sur toute la région inférieure de l'hyménium qu'elle recouvre en s'étalant à sa surface sur une hauteur de près de 1/2 mm., emprisonnant basides, spores et cystides comme on peut le voir sur la figure 6.

Lorsque le champignon a atteint un peu plus de 1 cm. de hauteur on peut noter les faits suivants (fig. 7) :

1° Le stipe est nettement creux (sauf vers le sommet).

2° L'hyménium est bien développé et présente des cystides abondantes jusque vers la marge du chapeau ; il fonctionne déjà, en produisant des spores assez nombreuses dans presque toute son étendue. Seule la région sur laquelle s'applique la marge piléique développée, comme nous l'avons vu, en faux voile partiel semble en voie de dégénérescence ; on n'y trouve plus que les traces chromophiles d'anciennes basides collapses à la place d'un hyménium régulier, ce qui se traduit sur les coupes examinées à un faible grossissement par une basophilie très faible.

A cet âge l'ornementation de la face inférieure du chapeau est déjà bien accusée; c'est un bossellement assez irrégulier, ébauche de la disposition porée qui se réalisera chez l'adulte ; les bosses ou les ondulations de la surface hyméniale sont de moins en moins accentuées au fur et à mesure que l'on s'éloigne du stipe et sont même encore complètement nulles à l'extrême marge piléique ; dans les cas favorables on peut




7

*Boletus cavipes*

constater que leur sommet fonctionne comme un point végétatif de sorte que les parties les plus âgées de l'hyménium se trouvent au fond des dépressions, les plus jeunes étant au contraire au sommet des mamelons.

3° Le faux voile partiel dont nous avons indiqué le mode de formation est maintenant développé d'une manière extraordinaire puisqu'il s'applique sur le stipe sur une hauteur de 1 mm. environ ; en s'étalant vers le bas il finit même par atteindre la partie stérile de la surface du stipe dont il rebrousse parfois assez visiblement les hyphes allongées et dressées.

## CONCLUSIONS

1° On doit conclure des observations précédentes que *Boletinus cavipes* est une espèce chez laquelle l'hyménium, bien qu'ayant une origine externe, se trouve protégé de très bonne heure par une prolifération du bord du chapeau (faux anneau) qui vient rejoindre la surface du stipe, de sorte qu'il accomplit la majeure partie de son développement dans une chambre close.

C'est donc une espèce *pseudoangiocarpe* ; son développement est très semblable à celui que nous avons décrit pour la première fois (*loc. cit.*) chez *Ixocomus flavus* ; la principale différence se trouve dans le fait que chez cette dernière espèce l'hyménium s'étend originellement presque jusqu'en bas du stipe alors que chez *Boletinus cavipes* la partie supérieure du pied est seule fertile.

2° Le développement de l'hyménium est nettement basifuge sur le stipe et centrifuge sous le chapeau, aussi bien au point de vue du fonctionnement des cellules hyméniales qu'en ce qui concerne l'ordre d'apparition des ornements.



Fig. 1. — Par mauvais temps dans les falaises de Quiberon ; dans le lointain Belle-Ile-en-Mer.

# Recherches sur les Bangia et les Porphyra

Par Pierre DANGEARD
Assistant de botanique à la Sorbonne

## INTRODUCTION

Le groupe des Bangiales occupe une place à part parmi les Algues Floridées en raison du caractère primitif de ses représentants. L'organisation du thalle est peu compliquée, puisque chez les *Porphyra* il existe une simple lame monostromatique en fait d'appareil végétatif et que, chez les *Bangia* et les genres voisins, le thalle se compose presque toujours de filaments mono ou polysiphonés.

La reproduction a lieu de deux manières : par des gonidies ou spores asexués et par des spores produites après fécondation ou carpospores. La simplicité du mode de reproduction résulte de l'absence d'anthéridies différenciées pour les organes mâles (1), de l'absence presque complète de trichogyne ainsi que de rameau carpogonial pour les organes femelles.

En outre, après la fécondation, les carpospores proviennent directement de la division de l'œuf, tandis que chez les autres Floridées, elles sont produites aux dépens de filaments sporogènes, nés soit au niveau de la cellule-œuf, soit au niveau des cellules auxiliaires.

La description des organes reproducteurs chez les *Porphyra* et les *Bangia* est due principalement à Berthold (1881-1882) qui observa le premier à Naples le mode si spécial de la fécondation. Avant lui, on n'avait que des idées très imparfaites sur le phénomène : c'est ainsi que selon Derbès et Solier (1856) les corpuscules mâles féconderaient les spores en s'incorporant à celles-ci. Pour Reinke (1877) l'œuf après sa sortie du thalle produirait un prolongement incolore au sommet duquel un anthérozoïde se souderait et c'est alors seulement qu'il deviendrait apte à germer. Berthold a montré que la fécondation n'avait pas lieu ainsi sur un œuf devenu libre, mais qu'elle se produisait par l'intermédiaire d'un canal de communication perforant les membranes, sur des cellules femelles faisant encore partie intégrante du thalle.

Chez les *Porphyra* et les *Bangia* il a signalé la présence d'une émergence des cellules femelles qu'il a considérée comme un trichogyne rudimentaire.

Les filaments sexués de *Bangia* ont rarement été observés depuis cette époque : on cite seulement Darbishire pour le *B. pumila* de la Baltique, H. Jonsson en Islande et K. Rosenvinge sur les côtes danoises qui ont parfois observé la reproduction sexuée.

1. Sauf pour les *Erythrotrichia*.

Sur nos côtes, les *Bangia* sont représentés par une seule espèce le *B. fusco-purpurea* et la sexualité serait très rare ou absente dans l'Atlantique et dans la Manche. D'après G. Hamel qui a découvert le *B. fusco-purpurea* à Saint-Malo, cette espèce s'y montre dépourvue de sexualité et l'on ne rencontre pas d'individus sexués dans les différents exsiccata provenant de l'Atlantique ; au contraire la reproduction sexuelle serait fréquente sur la côte de la Méditerranée.



Fig. 2. — Une vue de la « côte sauvage » à Quiberon ; au premier plan la zone à *Porphyra umbilicalis* ; en arrière la zone brillante est occupée par l'association à *Bangia-Urospora*. Photo prise à très basse mer.

Dans ces conditions nous avons été très surpris de trouver l'hiver dernier une abondante station de *Bangia fusco-purpurea* sexués sur la côte du Morbihan aux environs de Quiberon.

Il existait là, à cette époque, sur les falaises exposées à la lame, de nombreux thalles mâles et femelles vivant en colo-

nies denses entremêlés parfois aux filaments de l'*Urospora mirabilis*. Cette rencontre a été l'origine de ces recherches où nous passerons en revue chez les *Bangia*, puis chez les *Porphyra*, les particularités de la reproduction, les caractères des cellules et des noyaux et les faits du développement.

# PREMIÈRE PARTIE

## Observations sur le *Bangia fusco-purpurea*

---

## CHAPITRE PREMIER

### Généralités.

Nous noterons en premier lieu que le mode de formation des spermaties, tel que nous l'avons observé, ne s'accorde pas complètement avec les descriptions de Berthold et celles plus récentes de Rosenvinge. Il est admis que, chez les *Bangia*, toutes les cellules des filaments mâles peuvent donner des spermaties et que la croissance est intercalaire ; s'il en était exactement ainsi, des îlots formateurs de gamètes mâles pourraient prendre naissance en des points variables du thalle.

En réalité chez les *Bangia* de nos côtes, c'est seulement à l'extrémité des filaments mâles mûrs que nous avons trouvé des anthérozoïdes complètement formés et en voie de libération. Plus bas, on assiste à une transformation graduelle basifuge des cellules du thalle en spermaties. Il se produit des divisions successives qui donnent naissance progressivement à des spermaties aux dépens des cellules ordinaires du thalle ; en même temps la région du filament mâle en voie de se transformer perd peu à peu sa coloration jusqu'à devenir totalement incolore. Ainsi l'évolution d'un thalle mâle de *Bangia* consiste dans une transformation graduelle de son extrémité en une masse d'anthéridies (fig. 3, *a*).

Les spermaties ou gamètes mâles sont mis en liberté au sommet des filaments par gélification de la membrane des

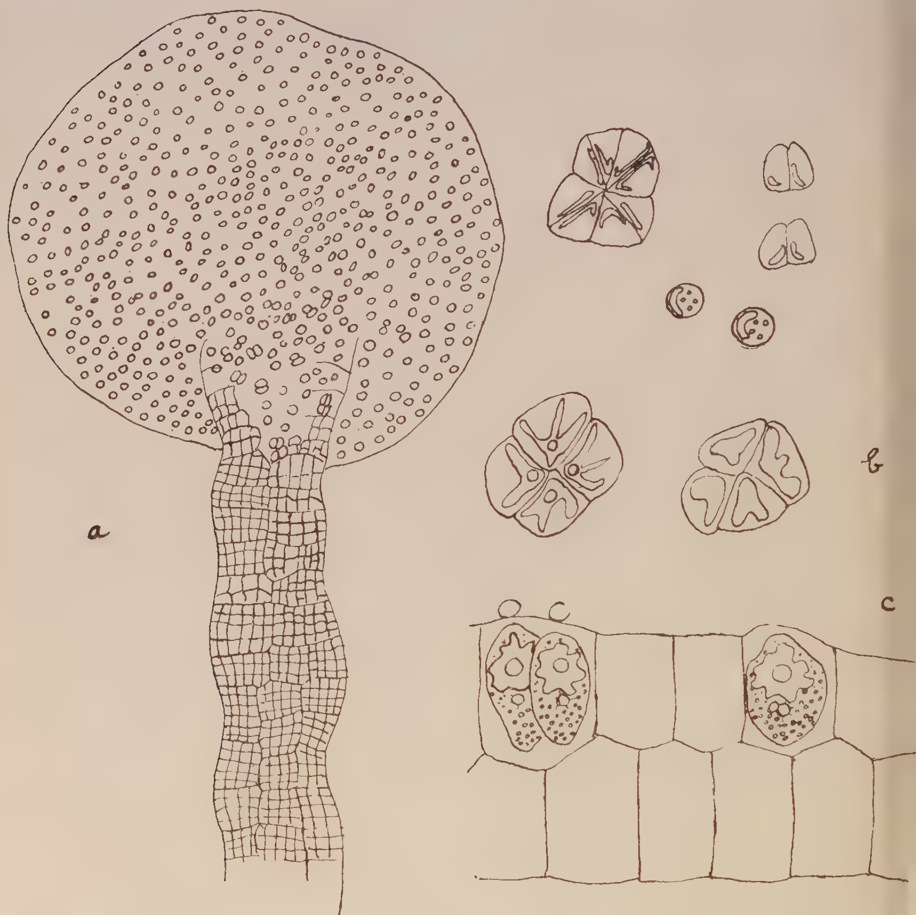



Fig. 3. — (*a*) Production des spermaties à l'extrémité d'un filament mâle observée *in vivo*. Gr. : 400. (*b*) Formation des spermaties observées *in vivo* montrant la réduction progressive du chromatophore. Gr. : 2.000. (*c*) Fécondation observée *in vivo* ; à droite début de la fusion nucléaire. Gr. : 1.000.

cellules-mères. Ce sont de petites sphères complètement incolores : d'abord réunies par quatre, elles se séparent

bientôt et se trouvent complètement libres ; elles sont dépourvues de mouvement propre. Elles sont en somme très analogues aux spermaties des Floridées proprement dites. A leur intérieur, au moyen d'une coloration vitale au rouge neutre, on met en évidence une demi-douzaine environ de petits grains qui représentent probablement le vacuome de ces gamètes (fig. 3, *a*, *b*).

Dans les filaments femelles la différenciation en éléments sexués a lieu, de même que pour les filaments mâles dans la partie supérieure du thalle. A partir du point où elle commence, jusqu'à l'extrémité du filament, on peut observer successivement une région où des cellules femelles sont en voie de formation et ne sont pas encore aptes à la fécondation et une région où les cellules femelles mûres portent à leur surface de nombreuses spermaties. Dans cette dernière partie du thalle, on observe facilement de nombreux canalicules très étroits mettant en communication le contenu des spermaties avec les cellules femelles. Ces canalicules de fécondation se conservent quelque temps après la copulation et après la disparition de l'enveloppe vidée de l'anthérozoïde, ainsi que l'ont vu Berthold et Rosenvinge. Enfin à l'extrémité du filament les cellules femelles se sont cloisonnées pour donner directement des spores ou *carpospores* (pl. VIII, fig. 5, 6, 7).

Contrairement à ce qui se passe pour les filaments mâles, on retrouve à l'extrémité des filaments femelles les cloisons cellulaires qui demeurent associées en un tissu, représentant le squelette du filament, après la sortie des carpospores (pl. VIII, fig. 7). Chaque loge se montre percée par un orifice circulaire ou ovale relativement étroit au travers duquel la spore s'est frayé un passage en s'amincissant. Chez les filaments mâles, au contraire, les membranes complètement gélifiées disparaissent totalement et les spermaties, un moment englobées dans une masse gélatineuse irrégulière sont finalement mises en liberté (fig. 3, *a*).

Les filaments asexués ont été rencontrés à la même époque que les sexués, mais ils étaient beaucoup moins nombreux ; ils se reconnaissent surtout à l'absence de spermaties à leur surface. Cependant ils produisent des spores qui sont mises en liberté à leur extrémité de la même manière que pour les

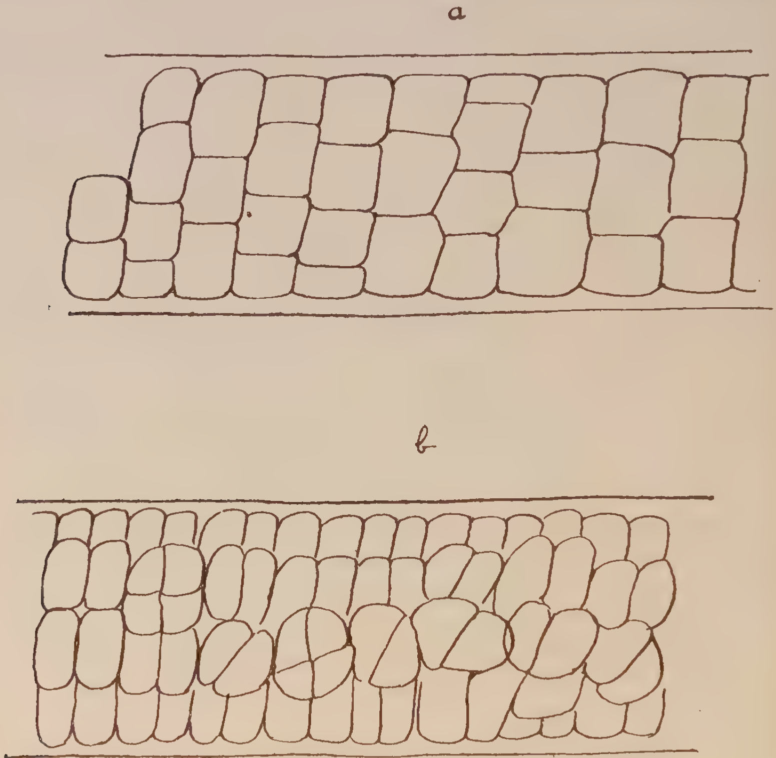



Fig. 4. — *Bangia fusco-purpurea.* Deux portions d'un même thalle asexué pris à des niveaux différents pour montrer le mode de formation des spores neutres par des divisions cruciales anticlines visibles en (*b*). Gr. : 1.000.

filaments femelles, c'est-à-dire que les thalles qui ont produit déjà une certaine quantité de spores se terminent par une extrémité incolore, réduite au squelette des cellules et montrant de nombreuses traces de perforations ayant servi à la sortie des pores.

Les thalles asexués peuvent être aussi épais que les thalles femelles et se composer d'un aussi grand nombre de cellules. Dans une région encore jeune et sur la coupe transversale on trouve le plus ordinairement huit cellules réunies en étoile : ce sont ces cellules-mères qui se divisent et, uniquement par des cloisons anticlines, en deux puis en quatre spores asexuées ou gonidies qui sont mises ensuite en liberté (fig. 4, *a*, *b*). Dans un cas où nous avons assisté à la sortie en masse de ces spores le phénomène s'est produit assez rapidement ; il semble exister à maturation une tension assez forte dans les loges d'où les spores sont expulsées par un mouvement assez brusque qui contrate avec la lenteur extrême des déformations amiboïdes qu'elles montrent dans la suite. Les spores s'allongent beaucoup et s'étirent pour franchir le passage assez étroit qu'elles trouvent devant elles.

La marche des divisions qui interviennent pour donner les spermaties et les cellules femelles dans les thalles sexués est d'une observation relativement facile. Dans les filaments mâles on trouve, avant que ne soient intervenues les premières divisions, six ou huit grosses cellules en disposition rayonnante sur la section transversale du filament (fig. 5, *a*). A cet endroit le filament ressemble beaucoup à un thalle asexué, mais les cellules mères de spermaties sont presque deux fois plus grosses que les cellules mères de gonidies. La suite du développement est toute différente : les cellules mères de spermaties se divisent d'abord par des cloisons périclines, puis par deux cloisons anticlines cruciales donnant naissance à deux étages de quatre cellules. Enfin il se forme huit cellules disposées en quatre étages, soit trente-deux cellules dont chacune engendre une spermatie (fig. 5, *b* et fig. 6, *a*, *b*). Pendant le cours de ces divisions une décoloration progressive a lieu et il n'y a plus trace de pigment dans les gamètes à maturité. Il est certain que sur les gros filaments il se forme un plus grand nombre de spermaties, 64 ou 128, aux dépens d'une cellule-mère ; le même cas se produit parfois

d'après Janczewski chez le *Porphyra leucosticta* et nous l'avons observé nous-mêmes chez le *P. umbilicalis*.

Dans le filament femelle les divisions qui donnent naissance aux carpogones sont plus difficiles à définir. Les premières passent inaperçues, parce qu'elles ne se distinguent pas des divisions végétatives ordinaires ; d'ailleurs dans un

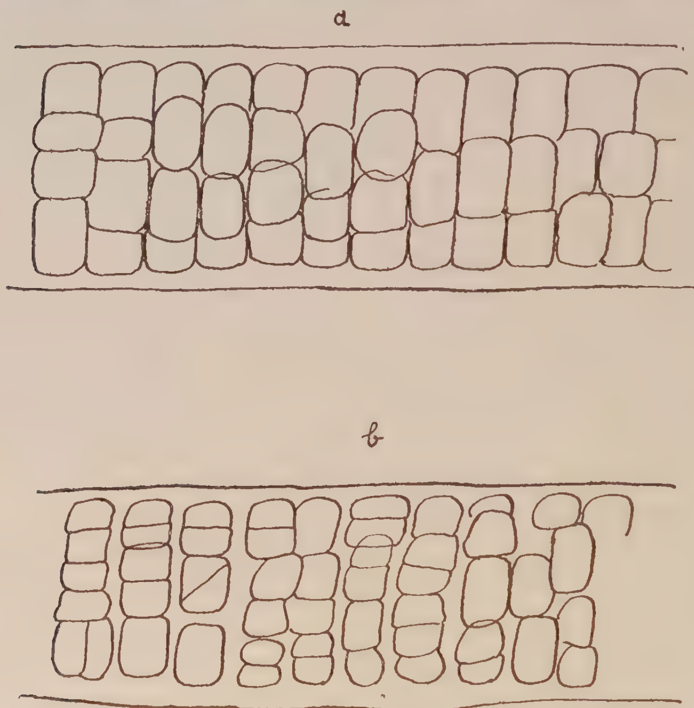



Fig. 5. — *Bangia fusco-purpurea*. Thalle mâle. En (*a*) avant les divisions ; en (*b*) les premières divisions des spermatanges sont intervenues. Gr. : 1.000.

filament femelle toutes les cellules de la partie supérieure, sans exception, deviennent aptes à la fécondation. On remarque alors qu'à partir d'un certain niveau il existe une attraction sexuelle et qu'à partir de ce point seulement les spermaties se sont attachées à la surface des filaments et incrustées dans la membrane des cellules femelles (pl. VIII, fig. 5, 6, 7).

Avant le niveau où se produit la fécondation, on observe souvent une recrudescence des divisions végétatives. Au niveau des cellules fécondées et plus haut le long du filament interviennent ensuite de nombreux cloisonnements, mais il ne paraît pas possible d'admettre que les premières divisions de l'œuf fécondé donnent lieu à des cloisons périclines suivant le procédé indiqué par Berthold et admis depuis par tous.

Il semble, au contraire, qu'il y a production en premier

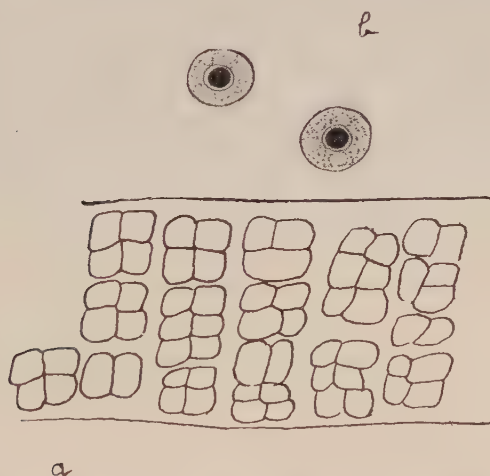



Fig. 6. — *Bangia fusco-purpurea.* Thalle mâle figuré précédemment (fig. 5), vu dans la région où les spermaties viennent de se former. En (*b*) deux spermaties libres arrondies avec leurs noyaux colorés par l'hématoxyline. Gr. 1.000 et 2.000 (*b*).

lieu de nombreuses cloisons anticlines. D'après Berthold la formation de cloisons parallèles à la surface du filament est la première manifestation de l'activité de l'œuf fécondé. Ce fait, reconnu depuis sans discussion, ne paraît pas aussi simple pour Rosenvinge qui pense qu'il doit se produire aussi des divisions périclines soit avant, soit aussitôt après la fécondation. Nous irons plus loin en affirmant que ces divisions sont les seules à se produire. Nous avons examiné de

nombreux filaments femelles qui avaient produit à leur extrémité un grand nombre de carpospores et s'étaient vidés de leur contenu sur une assez grande longueur ; on voit que les spores sont mises en liberté sans qu'il se soit produit de divisions parallèles à la surface du thalle (pl. VIII, fig. 4 et 7).

Ainsi chez les *Bangia*, contrairement aux descriptions classiques, les cellules femelles, aussitôt après la fécondation, se divisent par des cloisons anticlines. « La première manifestation de la fécondation » n'est donc pas la formation d'une cloison tangentielle, comme l'ont soutenu jusqu'à présent tous les auteurs.

En observant par leur face extérieure les carpogones fécondés,on voit que les deux divisions qui suivent la fécondation sont cruciales et il se forme ainsi quatre carpospores (1). Il n'est pas impossible qu'il se forme un plus grand nombre de carpospores, par exemble huit au moyen d'une troisième division.

L'observation en est rendue difficile par ce fait que les cellules fécondées ne se distinguent en aucune manière des autres et que, dans les filaments femelles, il se produit une suite ininterrompue de divisions, toutes de même sens et anticlines, à partir de la maturation des cellules femelles jusqu'à la sortie des carpospores. On peut présumer qu'il existe une certaine variation et que suivant la taille et la vigueur des individus le nombre des corpospores produites par les carpogones est de quatre ou de huit.

1. Comme nous le verrons plus loin cette formation de quatre carpospores correspond à la réduction chromatique ou meiose.

## CHAPITRE II

### Cytologie

On ignore presque tout jusqu'à présent de la cytologie des Bangiacées : la difficulté de pénétration des réactifs, la petitesse des noyaux sont les principales raisons de cette lacune dans nos connaissances. On ne peut citer à cet égard que le travail récent d'Ishikawa chez le *Porphyra tenera*. Chez les *Bangia* il n'a pas été fait de recherches de ce genre.

Il faut reconnaître que certains détails de la cellule ont été observés sans doute par les anciens auteurs, car Berthold parle à plusieurs reprises du noyau de la cellule des *Bangia* ou des *Porphyra*, mais il ne donne pas d'autres précisions. Le chromatophore étoilé et son pyrénoïde, le contenu cellulaire ont aussi fait l'objet de descriptions plus ou moins complètes. Le contenu cellulaire comporte fréquemment un corps voisin de l'amidon, rougissant par l'iode, mais plusieurs auteurs affirment d'autre part la présence d'amidon bleuissant ou noircissant par l'iode.

Berthold a indiqué que les spores neutres accumulaient un produit soluble dans l'eau et se colorant en brun par l'iode ; plus rarement on y trouve de très petits grains d'amidon ; les corpospores contiendraient de leur côté de nombreux petits grains d'amidon. Rosenvinge dans ses recherches n'a observé que très rarement l'amidon bleuissant par l'iode.

Chez le *Bangia fusco-purpurea*, le produit de beaucoup le plus abondant est un hydrate de carbone comparable à l' « amidon » des Floridées proprement dites. C'est une ma-

tière, d'aspect réfringent à l'état frais, qui se colore en brun rouge par l'eau iodée. Elle se présente, la plupart du temps, en granules arrondis accumulés en grand nombre à l'intérieur du cytoplasme : c'est ainsi qu'on la trouve dans les spores ; mais elle existe aussi sous forme de plages irrégulières plus ou moins étendues. L'abondance de cet « amidon » est telle que les filaments de *Bangia* qui sont à la veille de produire des spores neutres ou des carpospores, prennent sous l'action de l'eau iodée une teinte brun rougeâtre très accentuée qui se voit à l'œil nu.

La formation de ce produit a lieu peu à peu et généralement elle commence à s'affirmer à partir du moment où les cellules femelles deviennent aptes à la fécondation. Au niveau où celle-ci s'opère, on constate que les cellules femelles sont remplies aux trois quarts de matière amylacée : toute la partie profonde de la cellule au-dessous du noyau n'est qu'un réservoir d' « amidon » accumulé en globules nombreux et serrés.

Dans les filaments asexués l' « amidon spécial » n'est pas moins abondant et il s'amasse peu à peu de telle façon que les spores en sont abondamment pourvues (fig. 8, *a*).

Un fait plus remarquable est la présence de ce pseudo-amidon dans les cellules qui se cloisonnent pour donner les spermaties : il y est même assez abondant et, dans certains cas, nous l'avons observé jusque dans les gamètes où il persiste trois ou quatre petits grains amylacés (1).

« L'amidon des Floridées » a été considéré par van Tieghem comme de l'amylo-dextrine. Errera y voit du glycogène de même que G. Mangenot dans un travail récent. Quoi qu'il en soit de la véritable nature chimique de ce corps, il semble bien que les *Bangia* ne diffèrent pas de ce point de vue des autres Floridées et que l' « amidon spécial » qu'elles renferment est de même sorte que celui des Floridées propre-

1. Dans les gamètes aussi bien que dans les spores ces grains de réserve sont indépendants du vacuome.

ment dites. Chez les *Bangia* il existe d'autre part un peu d'amidon ordinaire noircissant par l'iode, mais cet amidon forme seulement de très petits grains autour du pyrénoïde ou sur le chromatophore ; il est très peu abondant et ne s'accumule pas en vue de constituer une réserve dans les spores. Bien au contraire les spores neutres n'en contiennent habituellement pas et les carpospores, quand elles en possèdent, n'en ont pas plus que les cellules ordinaires du thalle, par exemple les cellules basales des filaments. La présence d'amidon véritable est d'ailleurs toujours assez irrégulière et toujours difficile à constater par suite de la petitesse des grains.

Le noyau chez les *Bangia* a été reconnu, comme nous l'avons dit plus haut, par Berthold, mais sans aucune précision dans un travail d'ensemble sur les Bangiales. Dernièrement Ischikawa dans un mémoire spécial de pure cytologie sur le *Porphyra tenera* Kj. décrit le noyau et son mode de division : c'est la première fois qu'on traite de la division nucléaire chez les Bangiales.

D'après le savant japonais le noyau des *Porphyra* est très petit, généralement sphérique, situé dans une région excentrique de la cellule et la plupart du temps au voisinage d'un bras rayonnant du chromatophore. Il mesure environ 1,5 à 2 μ et, à l'état vivant, il est assez difficile à voir. Sur coupe bien fixée et bien colorée il apparaît comme une sphère noire dénuée de toute autre structure, excepté qu'un globule hyalin est occasionnellement présent à son intérieur. L'auteur pense que la substance chromatique y est distribuée d'une manière homogène ; il compare ce noyau au caryosome des plantes supérieures et à certains noyaux simples de Phycomycètes.

Le mode de division serait très particulier, intermédiaire entre la mitose et l'amitose. Il se formerait trois chromosomes incomplètement séparés.

Le moment critique du passage du noyau mâle à travers

le trichogyne et la fusion nucléaire subséquente, de même que les premières et deuxièmes divisions du noyau de la zygote n'ont pas été observés faute de matériel convenable. L'auteur pense que, durant la formation des carpospores, le noyau fertilisé détache un petit noyau de sa masse, ou bien qu'il se divise en deux d'une manière égale, mais que l'un des deux noyaux qui proviennent de cette division, se réduit et dégénère, quelquefois après s'être divisé lui-même une ou deux fois.

A la suite de nos observations chez le *Bangia fusco-purpurea* nous avons été conduits à des résultats assez différents de ceux que nous venons d'analyser, bien que le genre *Bangia* et le genre *Porphyra* soient extrêmement voisins l'un de l'autre et qu'il y ait tout lieu de penser que les phénomènes nucléaires soient les mêmes dans les deux cas (1).

Sur des filaments de *Bangia* fixés sur place au liquide de Regaud à la manière ordinaire, nous avons obtenu des préparations très satisfaisantes pour le noyau au repos et pour la cellule en général. Des colorations à l'hématoxyline ont permis l'étude du noyau au repos dans des conditions favorables.

Suivant les régions le noyau occupe une place variable : il est quelquefois latéral, mais il se tient dans la région médiane de la cellule, au voisinage immédiat du chromatophore qui constitue d'ailleurs un obstacle parfois très gênant. Dans les cellules de la base des filaments, le noyau se trouve au voisinage de la surface ; dans les cellules femelles, au moment de la maturité, il se rencontre immédiatement au-dessous de la masse principale du chromatophore, en partie caché par lui dans certains cas (pl. VIII, fig. 1, 2).

Après la fécondation, le chromatophore prend de l'extension en profondeur, gagnant en direction radiale vers l'axe du filament et le noyau devient latéral ; en même temps l' « ami-

1. L'étude des *Porphyra* faite plus loin a confirmé cette hypothèse.

don spécial » s'agglomère en grosses masses devenues un peu chromophiles. Dans les spores le chromatophore occupe la région centrale et le noyau est légèrement excentrique. Dans les spermaties enfin, il existe au centre de la petite masse de cytoplasme un noyau de petite taille et le plaste est devenu à peu près indistinct, dans les conditions ordinaires d'observation (fig. 6, *b*).

Le noyau au repos n'a pas la structure que lui assigne Ishikawa chez le *Porphyra* : il est en effet de conformation normale, bien qu'il soit très petit (2 à 4 μ).

Sa forme est sphérique ou bien ovale et quelquefois elle est un peu irrégulière ; on y trouve un seul très gros nucléole qui se colore très fortement et dont le diamètre égale environ la moitié de celui du noyau lui-même. C'est sans aucun doute ce gros nucléole qui a été considéré comme le noyau total par Ischikawa. Cette erreur s'explique par certains aspects de noyaux à nucléoles exceptionnellement gros que l'on rencontre parfois ; d'ailleurs avec une forte coloration par l'hématoxyline ou la safranine suivie d'une régression accentuée, tout se décolore excepté le corps nucléolaire central (pl. VIII, fig. 1, 2, 3 et pl. X, fig. 8, 12).

L'apparence, en somme normale, du noyau au repos laissait prévoir que le mode de division serait du type caryocinétique et en réalité on observe bien une mitose avec centrosomes, fuseau nucléaire et chromosomes. On se souvient que chez le *Porphyra tenera*, Ishikawa admet un mode de division intermédiaire entre la division directe et la division indirecte. Or, d'après nous, il n'est pas possible chez les *Bangia* d'adopter une pareille opinion, car la division y a lieu certainement par caryocinèse, qui a tout au plus un caractère primitif par suite du nombre réduit de chromosomes, ainsi que nous l'allons voir.

Les fixations au liquide de Regaud, dans le cas des divisions nucléaires, sont d'un faible secours. Dans l'anthéridie où nous ne disposions que de fixations de ce genre, les exem-

ples les plus nets et qui sont indiscutables se rapportent à des fins de division où les deux noyaux s'écartent beaucoup l'un de l'autre et ne sont plus réunis que par un mince filet peu coloré. Ici les noyaux au repos sont représentés par des sphérules homogènes de chromatine, se colorant en noir foncé et il est d'ordinaire impossible, surtout vers la fin des

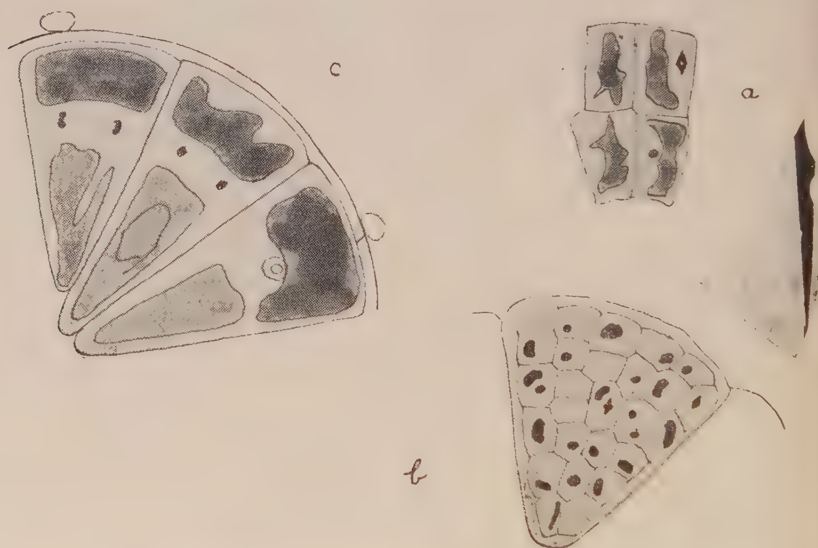



Fig. 7. — *Bangia fusco-purpurea*. En (*a*) quatre cellules d'un spermatange jeune avec chromatophore, noyau au repos et en division. En (*b*) coupe d'un spermatange presque mûr. En (*c*) fécondation et premières divisions de zygotes. Gr. : 2.500 (*a*) et 1.600 (*b* et *c*).

divisions anthéridiales, de reconnaître le contour vrai du noyau (fig. 7, *a*, *b*,).

Au sujet du chromatophore, nous avons noté qu'il se décolorait progressivement et devenait très peu chromophile à la fin des divisions anthéridiales. Au début sa forme est rubunée et irrégulièrement découpée ; plus tard il sa transforme en un petit corps ovale à peine plus gros que le noyau et dans la spermatie mûre, il persiste sous forme d'un gros bâtonnet courbé en arc et complètement décoloré (fig. 7, *a*, *b*, *c*).

L'emploi comme fixateur d'un mélange chromo-osmique acétique donne de meilleurs résultats que le liquide de Regaud, aussi bien pour le chromatophore et son pyrénoïde que pour le noyau. Le protoplasme est très bien fixé et révèle à son intérieur de petites vacuoles avec corpuscules métachromatiques et des globules graisseux. Si la régression est suffisante, on arrive à décolorer presque complètement le protoplasme et le chromatophore qui prennent une teinte grise ; seuls le pyrénoïde et le nucléole du noyau restent colorés en noir intense : avec un degré plus accentué de décoloration, le pyrénoïde, au lieu d'être homogène présente une trame filamenteuse irrégulière formée de petites lignes ou bâtonnets colorés et disposés parallèlement (pl. X, 1, 2, 3, 4, 5).

Dans la description qui va suivre, nous aurons en vue une division végétative dans un filament de *Bangia*. La division du noyau précède celle du chromatophore et c'est au moment de la reconstitution des noyaux-fils que le pyrénoïde commence à se diviser par simple étranglement, phénomène qui est suivi de la division du chromatophore lui-même (pl. X, fig. 2, 3).

Les noyaux sont représentés, au début de la division, et avec le degré de décoloration approprié par de simples points noirs de 1 à 1,5 $\mu$ de diamètre qui figurent leurs nucléoles et presque toute trace du contour nucléaire vrai a disparu, si l'on a régressé les préparations au point voulu pour l'étude des stades ultérieurs (pl. X, 6*a*, 6*b*).

Le début de la division est signalé par l'apparition d'une sorte de fuseau qui a la propriété de se colorer plus fortement que le protoplasme avoisinant et qui naît en deux points diamétralement opposés de la sphérule nucléolaire. La petite masse chromatique arrondie qui, primitivement, représentait le nucléole, ne tarde pas d'ailleurs à se gonfler sensiblement, en même temps que sa composition paraît moins homogène (pl. X, fig. 6*a*, 6*b*).

Aux deux pôles du fuseau on voit apparaître à ce moment deux petits granules qui représentent évidemment des centrosomes. Dans la suite, le gros corps chromatique central se divise en deux masses par une fissuration qui apparaît comme une ligne claire en son milieu. C'est alors que sur des préparations suffisamment décolorées on met en évidence deux chromosomes bien distincts qui se font vis-à-vis dans la région équatoriale ; plus tard chacun de ces chromosomes se divise en deux masses chromatiques qui s'éloignent l'un de l'autre, car on voit apparaître deux bosses très nettes à droite et à gauche dans les stades ultérieurs de la mitose ; mais nous n'avons pas observé si la division était transversale ou longitudinale à partir des chromosomes de la métaphase (pl. X, fig. 6 *b*).

Vers la fin de la division l'apparence d'un fuseau disparaît et il reste une figure en forme d'haltère, parce que les deux noyaux-fils qui viennent de se former, sont au début, encore réunis par un petit filet chromatique qui ensuite disparaît. Cette apparence est due, comme d'autres au cours de ces divisions de *Bangia*, à ce que le fuseau retient fortement les colorants nucléaires, ce qui peut faire croire à la division directe.

La présence d'un fuseau et de centrosomes ainsi que celle de deux chromosomes bien distincts à la métaphase, indiquent que la division chez les *Bangia* est une caryocinèse. La difficulté de mettre en évidence les chromosomes résulte d'un certain empâtement chromatique dans lequel ceux-ci sont englobés et aussi des propriétés chromophiles du fuseau.

La fécondation a pu être observée et, à plusieurs reprises, nous avons trouvé le noyau femelle et le noyau mâle avant la fusion, au contact l'un de l'autre et il n'est pas douteux que les deux noyaux, d'abord rapprochés, se fusionnent rapidement; les deux noyaux sont de taille nettement inégale comme on pouvait le prévoir (pl. VIII, fig. 1 et 3 et fig. 12, *a*).

La division suit aussitôt la fécondation et, comme nous

l'avons indiqué plus haut, il se fait alors une cloison qui divise la zygote dans le sens de sa longueur. Les deux divisions qui suivent immédiatement la fécondation sont-elles réductrices ? Il faut reconnaître que nous n'avons pas encore de renseignement précis à ce sujet (fig. 7, *c*) (1).

Le passage du noyau mâle à travers la membrane de la cellule femelle n'a pas été observé d'une manière satisfaisante : il doit se faire très rapidement et comme il n'y a pas, le plus souvent, trace de papille femelle, le trajet accompli par le noyau mâle est très court, ce qui explique la rareté des stades de passage.

Au moment de la fécondation le noyau paraît être le seul élément figuré et colorable qui pénètre. La spermatie mûre ne contient qu'un noyau en son centre et un protoplasme assez chromophile où il existe seulement quelques petites vacuoles claires qui correspondent aux deux ou trois globules se colorant *in vivo* par le rouge neutre dont nous avons parlé plus haut. Le plaste persiste certainement jusqu'à maturité comme le prouve surtout l'observation vitale, tandis que sur les préparations fixées sa très faible chromaticité empêche de le distinguer nettement du protoplasme voisin.

Pour la fécondation la plus grande partie du protoplasme de la spermatie est utilisé pour la formation d'un canalicule où s'engagera ensuite le noyau. Après la fertilisation il reste un peu de matière colorable dans la spermatie vidée et nous pensons qu'il s'agit du chromatophore inutilisé.

Nous avons recherché s'il existait des cytosomes dans le protoplasme des *Bangia*. On sait que ces éléments sont à peu près universellement répandus et qu'ils ont été décrits dernièrement chez les algues marines.

A cet égard les *Bangia* se mettent à part des autres algues ; leur protoplasme paraît bien renfermer dans les cas favorables

1. On verra plus loin que la réduction chromatique a pu être constatée, à la germination de l'œuf chez le *Porphyra umbilicalis* de sorte qu'on peut être certain qu'elle a lieu au même stade chez les *Bangia*.

de coloration de petits grains ou bâtonnets, mais ceux-ci sont très minuscules et ce n'est qu'avec doute qu'on peut les assimiler aux cytosomes connus par ailleurs. Ce caractère d'un cytome primitif est une raison pour juger du rang systématique inférieur occupé par les Bangiales, mais encore faudrait-il que la présence de cytosomes soit démontrée chez la plupart des Floridées.

## CHAPITRE III

### Germinations.

Des germinations de spores ont pu être obtenues et suivies à Paris durant huit jours sans altérations sensibles des plantules. Evidemment il se produit une certaine mortalité et quelques spores meurent sans se développer, mais elles sont tout de même en proportion assez faible durant les premiers jours.

Les spores neutres après avoir montré des mouvements amiboïdes durant vingt-quatre heures environ, s'arrondissent. Elles ont un gros chromatophore jaune verdâtre très découpé et un protoplasme granuleux. Beaucoup de ces grains sont formés par un « amidon spécial » (fig. 8, *a*, *b*). Les carpospores montrent également des mouvements amiboïdes, puis s'arrondissent ; elles ont alors un tiers de moins en diamètre que les spores neutres. Leur chromatophore est moins découpé, plus coloré, leur protoplasme renferme des granules plus gros ; malgré tout, la distinction reste souvent difficile entre les carpospores et les spores neutres (fig. 8, *i*).

Pour la germination les spores neutres s'allongent et poussent à l'une de leurs extrémités un prolongement incolore qui deviendra l'organe de fixation, le futur rhizoïde (fig. 8, *c*). Puis le chromatophore s'étire et se coupe en deux après avoir divisé son pyrénoïde ; le noyau se divise également et il intervient une cloison perpendiculaire à l'axe du filament (fig. 8, *d*).

Une petite plantule de deux cellules fixée par un rhizoïde

incolore est déjà constituée. Pour grandir e'le accroît par des divisions répétées le nombre de ses cellules qui restent en série linéaire (fig. 8, *e*, *p.* 205). Au bout de dix jours de culture, nous avons obtenu des plantules de sept ou huit cellules, parfaitement saines et vigoureuses. Cependant au bout de quinze à vingt jours nos plantules ont péri pour la plupart,




Fig. 8. — *Bangia fusco-purpurea.* (*a*) Spore neutre amiboïde, (*b*) spore neutre arrondie avant la germination ; *c*, *d*, *e*, stades successifs de la formation d'une jeune plantule de Bangia aux dépens de la spore neutre ; *g*, *h*, *i*, carpospore et premiers stades supposés de la germination de la carpospore. Gr. : 1.000 (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*) et 1.200 (*g*,*h*,*i*).

par suite de l'envahissement des cultures par des microbes de toutes sortes.

Pendant que les plantules grandissent, le rhizoïde s'allonge régulièrement de telle sorte qu'il atteint toujours environ une longueur égale à celle de la plantule proprement dite : vers la fin même il peut se ramifier et sa surface devient noduleuse. La taille qu'il atteint dans les cultures de même que

sa division sont certainement des phénomènes anormaux, car, dans la nature, les très jeunes plantules que l'on observe ne présentent pas ces caractères sauf exception.

Dans nos cultures nous n'avions pas pu isoler les deux sortes de spores qui se trouvaient mélangées ; les touffes de *Bangia* récoltées sur place se composant à cette époque (milieu de mars) de filaments sexués et de filaments asexués mélangés avec une proportion plus grande de ces derniers.

Ces conditions entraînaient nécessairement la présence dans les cultures d'une grande majorité de spores neutres.

Nous avons remarqué que ces deux sortes de spores se conduisaient d'une manière différente dans les premiers jours de la germination ; les carpospores s'arrondissent, s'entourent d'une membrane et passent plusieurs jours sans germer, puis elles se divisent en deux sous une membrane commune ; plus tard nous croyons qu'il se développe un rhizoïde se détachant sans transition de la spore divisée, ce qui le distingue de celui des spores neutres qui se relie insensiblement à la cellule basale (fig. 8, *h*, *i*). En aucuns cas nous n'avons observé le départ de plusieurs filaments germinatifs aux dépens du corps de la spore, ainsi que l'ont figuré tous les auteurs pour le *Porphyra* et pour les *Bangia*. Est-il nécessaire pour les observer de faire des cultures prolongées ? C'est probable. Quoi qu'il en soit, cette question de la germination des carpospores n'est pas encore éclaircie.

Le seul auteur qui ait décrit la germination des carpospores de *Bangia fusco purpurea* est Reinke (1878). Il a vu que les spores donnaient plusieurs filaments germinatifs incolores et remplis d'un plasma finement granuleux ; ces filaments se cloisonnent plus tard. Les spores, pendant ce temps, s'accroissent peu, mais il se fait dans la plupart une ou deux cloisons et le contenu pourpre foncé se divise en portions encore plus nombreuses. Certaines de ces spores se vident, mais leur destinée future n'a pas été observée. Reinke

a suivi la germination pendant plusieurs mois et l'on peut se demander jusqu'à quel point elle a été normale.

Il est frappant de constater l'absence complète de plantules spéciales carposporiques dans la nature. Le fait avait frappé les premiers observateurs et en particulier Berthold.

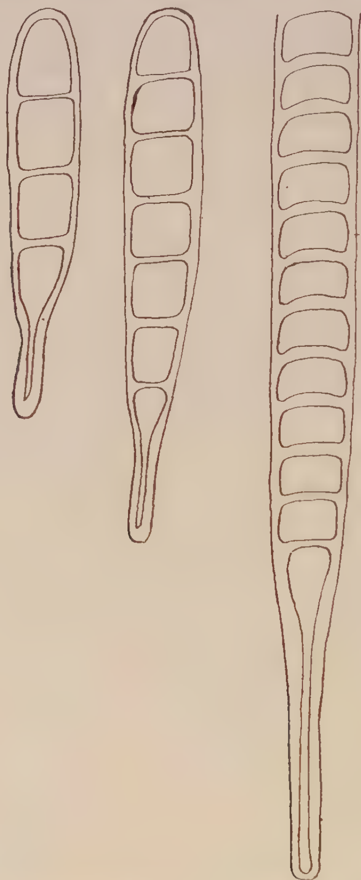


Fig. 9. — *Bangia fusco-purpurea.* Plantules observées sur le rocher. Gr. . 1.200.

Il faisait remarquer que l'on observe dans les cultures une différence très nette entre les germinations des spores asexuées et des carpospores, mais que, dans la nature, on ne trouvait qu'une seule sorte de plantules, conformes aux ger-

minations de spores asexuées, alors même que la reproduction sexuée était en son plein épanouissement. Il faut en conclure sans doute que les carpospores demeurent assez longtemps sans germer, ou bien qu'elles donnent naissance à de petites plantules spéciales qui germent en un point différent de la côte.

Les plantules les plus jeunes que nous ayons observées dans la nature se composaient de trois ou quatre cellules seulement, l'inférieure se prolongeant en un rhizoïde incolore assez développé, mais beaucoup moins allongé toutefois que ceux des plantules de culture de même âge (fig. 9). C'est seulement sur des plantules ayant une centaine de cellules développées, qu'on voit se renforcer la base de fixation par des prolongements des cellules inférieures du filament qui descendent dans l'intérieur de la membrane commune, comme cela se produit chez les *Porphyra* (1).

Les jeunes plantules, surtout celles de culture, sont des objets favorables pour l'observation du noyau cellulaire. Dans chaque cellule on peut reconnaître un noyau nucléolé généralement caché en partie par le chromatophore. Ce noyau bien que petit (3 μ de diam. env.) est parfaitement net et d'aspect normal. Il y a là une confirmation intéressante des données obtenues sur les préparations colorées.

1. Comme nous le verrons plus loin ces prolongements fixateurs apparaissent plus tôt chez les *Porphyra* que chez les *Bangia*.

# DEUXIÈME PARTIE

## Observations sur les *Porphyra*

---

## CHAPITRE PREMIER

### Généralités.

Le genre *Porphyra* ne comprend sur nos côtes que deux espèces définies, les *P. leucosticta* et *P. umbilicalis* dont la distinction a été bien établie par Thuret. La première se reconnaît à ses spermatanges qui forment des taches plus ou moins allongées à la périphérie du thalle, au lieu de constituer une frange continue le long de son bord libre, comme chez le *P. umbilicalis*. En outre le *P. leucosticta* vit souvent en épiphyte et se rencontre plus bas que l'autre espèce, laquelle forme souvent, comme l'on sait, une bande régulière au niveau des hautes mers.

Aux environs de Lorient ces deux *Porphyra* ne sont pas rares et nous les avons recueillis sur plusieurs points de la côte, en particulier dans les endroits exposés. Ces deux espèces fructifient abondamment durant l'hiver et le printemps et nous avons pu observer les phénomènes de fécondation comme chez les *Bangia*.

Ainsi que nous l'avons dit, c'est à Berthold que nous sommes redevables de la plupart de nos connaissances sur la reproduction des *Porphyra* et d'autre part c'est à Janczewski et Thuret que nous devons des détails et des préci-

sions sur plusieurs points de l'anatomie. Ischikawa, dont nous avons analysé le mémoire plus haut, a décrit pour la première fois les phénomènes nucléaires chez le *Porphyra tenera* Kjellm. Rosenvinge et tout dernièrement M. Grubb ont apporté certains renseignements et complété les descriptions de Berthold sur la sexualité. Enfin Kylin et M. Grubb ont apporté une contribution récente à la connaissance des plantules.

Avant de traiter de la cytologie des *Porphyra* que nous avons plus spécialement en vue, nous allons décrire rapidement comment s'opère la reproduction sexuée chez le *P. umbilicalis.*

Ces *Porphyra* vivent très nombreux, fixés sur les rochers à un niveau en général élevé. En hiver surtout, ils peuvent étendre leur station jusqu'à plusieurs mètres au-dessus des plus hautes mers, pour peu que la côte soit exposée aux bourrasques (1). Plus tard, ils ne subsistent que beaucoup plus bas au niveau des Fucus.

On en distingue plusieurs formes : celle qui se présente comme une lanière allongée et ondulée est la *f. linearis.* Elle est considérée par beaucoup d'auteurs, depuis Thuret, comme une forme de jeunesse se transformant plus tard en fronde adulte du type *umbilicalis.* A Quiberon, où nous l'avons observée, la forme *linearis* existe seulement durant l'hiver et comme elle occupe à cette époque un niveau très élevé, la plupart des frondes disparaissent sur place au printemps par suite de l'insolation plus intense, et seuls un petit nombre d'individus de la zone inférieure paraissent se transformer en *P. umbilicalis* types. Cette question n'est d'ailleurs pas encore extrêmement claire.

Le *P. umbilicalis* est ordinairement dioïque. Cependant nous l'avons rencontré occasionnellement monoïque au mois de mai. Comme l'a indiqué Rosenvinge, dans ce cas il y a

1. Ce niveau atteint cinquante pieds aux Faeröers d'après Jôrgensen.

une démarcation très nette entre les régions mâles et femelles de la fronde, démarcation qui s'atténue plus bas dans la partie indifférenciée. L'échantillon dont il s'agit était d'autre part fixé sur un Fucus.

C'est sur le bord d'un thalle femelle qu'on a des chances de rencontrer des carpogones et des carpospores issues de la division de l'œuf fécondé. Les cellules qui sont mûres et prêtes à la fécondation sont généralement prolongées sur

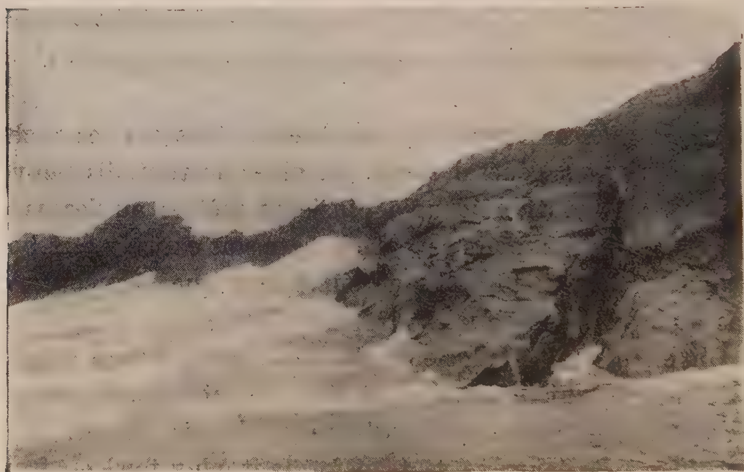


Fig. 10. — Falaise polie par la vague à Quiberon ; au premier plan un peuplement rabougri de *Fucus vesiculosus* f. *evesiculosus* ; on devine au-dessus la zone à *Porphyra umbilicalis* et *Bangia-Urospora*.

chacune des faces du thalle par les sortes de papilles protoplasmiques qui jouent le rôle de trichogynes rudimentaires; on peut noter que les cellules carpogoniales sont souvent réunies par deux et que, à leur niveau, la membrane extérieure fort épaisse présente une protubérance arrondie très marquée (pl. IX, fig. 1, 2, 3). C'est l'ensemble de la papille protoplasmique et de la protubérance cuticulaire qui constitue ici l'organe destiné à retenir les spermaties. La cuticule montre d'ailleurs une particularité qui n'a pas été décrite: sa

surface présente de nombreuses petites aspérités qui la rendent raboteuse et qui jouent peut-être un rôle pour la fixation des gamètes mâles ; de face on dirait que la membrane est finement ponctuée ou vermiculée et sur une coupe la section se présente garnie de minuscules dents de scie.

A partir de la région du thalle femelle où les cellules carpogoniales sont mûres, on voit des spermaties se fixer en quantité considérable sur les pseudo-trichogynes et opérer la fécondation. D'après ce que nous venons de voir, chaque cellule femelle a deux papilles de fécondation, une sur chaque face du thalle et il y a par conséquent possibilité d'une fécondation bipolaire. On peut s'assurer que les spermaties peuvent féconder chaque cellule carpogoniale par deux pôles différents et que, souvent, elles sont entourées de gamètes qui ont poussé des canalicules de fécondation aussi bien sur une face du thalle que sur l'autre. Cela double les chances de fécondation ; d'autre part, grâce à la saillie des procarpes quatre, cinq ou six spermaties peuvent entourer un même carpogone et tenter la fécondation.

Ainsi le nombre des spermaties qui ont toute l'apparence de prendre part à la fertilisation est souvent très grand. Rosenvinge a fait remarquer les nombreux canalicules de fécondation qui entourent souvent les cellules femelles, mais l'on ne saurait dire, en le lisant, s'il croit ou non à la possibilité d'une fécondation multiple.

Il est hors de doute, et c'est même le cas le plus fréquent, que plusieurs spermaties peuvent envoyer au travers de l'épaisse membrane du carpogone des prolongements filiformes de protoplasme granuleux qui peuvent tous atteindre la papille femelle : tous sont donc en mesure, en apparence tout au moins, d'assurer la fécondation. On peut compter ainsi trois ou quatre tubes de fertilisation de chaque côté sur un même carpogone (fig. 11, *a*).

Il est naturellement difficile d'affirmer qu'un seul des ga-

mètes réussit à faire passer son noyau dans l'intérieur du protoplasme femelle ; cependant cela paraît probable car à la terminaison de la plupart des canalicules, on observe une accumulation de matière chromophile, comme si, devant un obstacle imprévu, le contenu du gamète s'était amassé là. Il est fréquent aussi d'observer un décollement du pro-

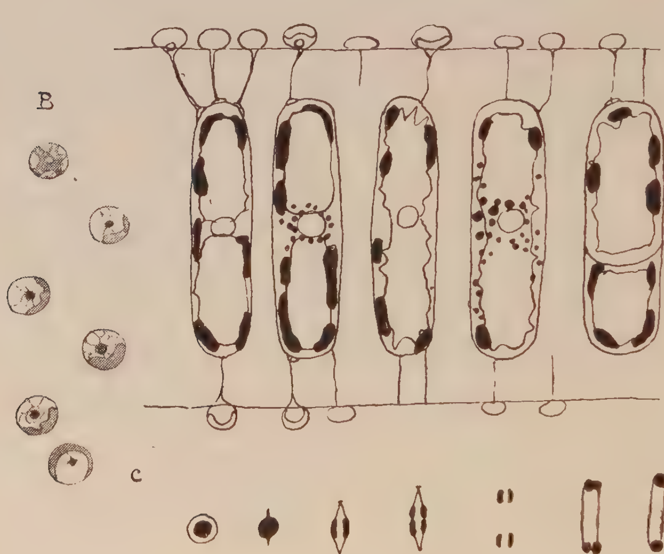



**Fig. 11.** — *Porphyra umbilicalis* f. *linearis*, (*a*) Coupe d'un thalle femelle au moment de la fécondation ; la préparation traitée par l'eau iodée montre la disposition de l' « amidon » dans les carpogones. On voit dans certaines spermaties le noyau et le chromatophore et à l'extrémité des tubes de fécondation de petits nodules protoplasmiques. Dans la plupart des carpogones le chromatophore est déjà divisé en deux et à droite une cloison courbe s'est formée. (*b*) Spermaties isolées à maturité avec noyau et chromatophore muni d'un pyrénoïde. (*c*) Les divers stades d'une division nucléaire végétative. Gr. : 1.500.

toplasme femelle à ce niveau, dû probablement à la fixation d'ailleurs, de sorte qu'on observe facilement l'indépendance de ces nodules et du carpogone proprement dit (fig. 11, *a*).

Chez certains thalles femelles, nous n'avons observé aucune papille ni protubérance de la membrane au niveau de

cellules procarpiennes. Néanmoins de nombreuses fécondations avaient eu lieu et des spermaties se voyaient en grande abondance autour des cellules fécondées. En général cette disposition rendait moins facile la fertilisation et, en certains points, comme le bord du thalle où la membrane était très épaisse, les gamètes mâles avaient dû pousser leurs prolongements filiformes sur une longueur atteignant jusqu'à cinq fois leur diamètre (1) (pl. IX, fig. 7 et 11).

Sur ces thalles, comme sur les autres pieds femelles, la fécondation détermine un cloisonnement qui s'achève par la formation d'un certain nombre de carpospores. La première cloison est parallèle au plan de la fronde, les suivantes lui sont au contraire perpendiculaires et elles sont cruciales ; il se forme ainsi huit carpospores en deux étages qui réalisent ce que les anciens auteurs appelaient des octospores (pl. IX, fig. 4, 5).

Par contre sur un thalle femelle appartenant à la *f. linearis* nous avons trouvé après fécondation quatre étages de quatre cellules, ce qui donne le chiffre de seize carpospores. Ce résultat n'est pas très surprenant, car K. Rosenvinge a signalé des cas où chez le *P. umbilicalis* il se formait un pareil nombre de carpospores et même beaucoup plus parfois (pl. IX, fig. 13).

De même en ce qui concerne la présence ou l'absence de papille de fécondation, Berthold a fait remarquer autrefois que le fait variait dans la même espèce et, selon lui, la présence d'une protubérance des procarpes était le signe que ceux-ci avaient longtemps attendu le moment de la fécondation.

Cette hypothèse demanderait à être vérifiée, car lorsqu'on trouve des procarpes dépourvus de papilles et fécondés qui sont entourés de cellules restées stériles, on remarque que ces dernières ne développent pas de papilles néanmoins et

1. L'absence de pseudo-trichogynes s'observe facilement sur les *P. linearis*

qu'elles dégénèrent sans avoir eu recours à ce soi-disant expédient. Il paraît plutôt que la présence ou l'absence de papilles sont spéciales à certaines frondes (1).

Après la formation des carpospores celles-ci sont mises en liberté par destruction partielle de la membrane extérieure. Auparavant les épaisses saillies de la cuticule se résorbent peu à peu, sans doute par gélification progressive et elles ont généralement disparu lorsque les premières divisions ont eu lieu. La valeur de ces protubérances comme organe de fécondation est accentuée par ce flétrissement qui les frappe dès la formation de l'œuf.

Les carpogones fécondés se rencontrent à la périphérie du thalle, et pas seulement sur son bord ; souvent ils sont groupés en îlots séparés par des cellules stériles ou moins évoluées. Il arrive aussi très souvent que certaines d'entre les cellules non fécondées se résorbent : leur contenu se réduit peu à peu et finalement disparaît complètement.

La formation des spermaties chez le *P. umbilicalis* a lieu sur la bordure des frondes qui se distinguent par une marge décolorée très régulière. Les cloisonnements de l'anthéridie ont été décrits par Janczewski en 1878, alors qu'on ignorait encore le rôle véritable des spermaties ; d'après lui il se forme chez le *P. leucosticta* 64 anthérozoïdes en 4 étages et chez P. *umbilicalis* 32 en 4 étages de 8. Nous ferons remarquer à ce sujet que nous avons observé un chiffre de spermaties beaucoup plus élevé chez le *P. umbilicalis*. Chez l'exemplaire étudié par nous, chaque anthéridie se divise d'abord en deux étages de 4 cellules disposées en croix ; puis, par une série de cloisonnements,on atteint le chiffre de 128 spermaties en 8 étages de 16 cellules, comme le montrent les figures 8, 9 et 10 de la planche IX. Les figures de Thuret dans les *Etudes phycologiques* indiquent bien d'ailleurs une formation de spermaties en 8 étages superposés pour le *Porphyra laciniata*.

1. Les *P. umbilicalis* f. *linearis* se distinguent par l'absence de pseudo-trichogynes. Est-ce un caractère constant ?

## CHAPITRE II

### CYTOLOGIE.

La cellule des *Porphyra* ressemble beaucoup à celle des *Bangia*, ce qui peut nous dispenser d'un certain nombre de détails, mais le noyau est nettement plus gros car il atteint 4 et 5 μ de diamètre (1). Malgré cet avantage, pour l'histologiste, la présence d'un chromatophore très volumineux rend malaisée l'étude du noyau des *Porphyra*. D'autre part la plupart des fixateurs contractent la cellule à l'excès et cela tient sans doute aux propriétés de la membrane qui se gonfle énormément surtout sous l'action de l'acide acétique : le liquide de Bouin, pour cette raison, donne de très médiocres résultats.

On sait d'ailleurs que la membrane des *Porphyra* est de nature pectique et nous avons pu facilement constater l'absence de coloration par les réactifs de la cellulose, ainsi que la belle coloration que l'on obtient par le rouge de ruthénium suivant la méthode de L. Mangin.

Dans le protoplasme des divers *Porphyra* s'accumule, au moment de la formation des carpospores une abondante matière hydrocarbonée se colorant en rouge acajou par la solution iodée. Dans les carpospores cet « amidon » se présente sous la forme de granules de petite taille nombreux et serrés qui remplissent une grande partie du corps protoplasmique où il est facile de les observer *in vivo* par suite de leur réfringence.

1. Dans les cellules végétatives, mais non dans l'anthéridie où ils sont extrêmement petits (1 à 2 μ.).

L'accumulation a lieu déjà au moment de la fécondation dans les carpogones où l'amidon constitue non seulement des granules, mais aussi des plages irrégulières souvent très importantes disposées particulièrement dans les extrémités (1) (fig. 11, *a*).

Cet « amidon » a les mêmes caractères que celui des *Bangia* et sa nature est comparable à celle de l'« amidon floridéen ». Il n'est pas dissout, pas plus que celui des Floridées proprement dites d'ailleurs, ni par le formol seul, ni par le fixateur de Regaud. L'affirmation de ce pouvoir dissolvant du formol et du fixateur de Regaud par G. Mangenot nous paraît donc bien douteuse (Thèse, Paris 1922, p. 206).

Si l'on excepte le cas des divisions nucléaires, le fixateur de Regaud est d'un emploi avantageux pour le chromatophore et pour le noyau au repos. On voit que le nucléole est, proportionnellement à la masse du noyau, encore plus gros que chez les *Bangia*, de sorte que, dans la coloration à l'hématoxyline, si la régression a été poussée trop loin, on ne voit plus qu'une masse chromatique homogène, intensément colorée en noir. Au contraire, si le degré de coloration est convenable, le contour du noyau est très net, et le plasma nucléaire apparaît un peu plus coloré que le protoplasma environnant (pl. XI, fig. 2, 3, 4, 5, 11, 12).

Dans les cellules ordinaires du thalle, la place du noyau est excentrique sur une coupe parallèle à la surface de la fronde : bien souvent il est en partie caché par le chromatophore (pl. XI, fig. 2, 11).

Si l'on pratique une coupe perpendiculaire au plan de la fronde, on reconnaît que le noyau occupe une position située à égale distance des surfaces extérieures dans une dépression du chromatophore et au voisinage du pyrénoïde (pl. XI, fig. 3). Les cellules de la base du thalle qui concourent à la fixation ont un aspect spécial par suite de leur prolonge-

1. Dans les cellules banales du thalle l' « amidon » est au contraire rare et clairsemé.

ment rhizoïdal dans lequel le protoplasme pénètre, sans doute jusqu'à l'extrémité. Ces prolongements, comme l'on sait, sont incolores, car le chromatophore ne se continue pas à leur intérieur (1). Les cellules basales fixatrices se distinguent encore par leurs grandes dimensions et la présence fréquente de deux gros noyaux ; elles sont d'ailleurs capables de se diviser (pl. XI, fig. 12).

Dans l'anthéridie, lorsque les divisions sont assez avancées, il est ordinairement impossible de distinguer le contour du nucléoplasme et le noyau apparaît comme un simple globule noir foncé. Le chromatophore est d'abord plus ou moins étoilé ou lobé, mais bientôt il se réduit à une petite plaque chromatique ovale ou arrondie ; au début il est aussi coloré que le noyau, mais plus tard il devient moins colorable. C'est ce qui permet de le distinguer du noyau qui, lui, reste toujours très chromatique et qui est d'autre part nettement plus petit (pl. IX, fig. 9, 10 ; pl. XI, fig. 10).

Chez les *Porphyra*, bien plus que chez les *Bangia*, le chromatophore reste visible dans la spermatie mûre, où il est facile de le reconnaître à l'état vital à la faible coloration qu'il conserve. Il en est de même sur une préparation fixée et colorée où il demeure encore chromatique mais à un degré moindre que le noyau.

L'emploi d'un fixateur genre Flemming donne de bons résultats pour le chromatophore et pour le noyau, à condition que la proportion d'acide acétique soit faible. La formule du « Flemming faible » convient assez bien. Nous avons rencontré des stades de la division du noyau végétatif qui montrent une forme en fuseau, ressemblant beaucoup aux aspects de division observés chez les *Bangia*.

On a vu que, pour le *P. tenera*, Ishikawa admet trois chromosomes incomplètement séparés ; or nous avons montré précédemment que les *Bangia* n'avaient que deux chromo-

1. Nous sommes en désaccord avec M. Grubb sur ce point.

somes dans leurs divisions végétatives et il nous paraissait assez naturel que les *Porphyra* aient le même nombre, car ce sont deux genres très voisins. Cette hypothèse s'est trouvée conforme à la réalité : nous avons pu mettre en évidence deux chromosomes nettement séparés à la métaphase dans les divisions de l'anthéridie et les figures de ces divisions ont une ressemblance complète avec celles que nous avons décrites chez les *Bangia*.

Ainsi les *Bangia* et les *Porphyra* ont des noyaux très petits, mais de structure normale qui se divisent par une caryocinèse avec deux chromosomes.

Ces fuseaux de division sont assez malaisés à observer chez les *Porphyra* où le noyau tient peu de place à côté du volumineux chromatophore des cellules végétatives. On sait que le thalle s'accroît par des divisions intercalaires dont les cloisons sont toujours perpendiculaires au plan de la fronde. Comme chez les *Bangia*, le noyau se divise d'abord et les deux noyaux fils s'éloignent beaucoup l'un de l'autre avant que n'intervienne à son tour la division du chromatophore. Il faut observer ces divisions de préférence sur des coupes parallèles au plan de la fronde (fig. 1, Pl. XI).

Dans l'anthéridie le fuseau de division à la métaphase n'a pas plus de deux μ de longueur et il existe aux extrémités deux centrosomes très petits. Les deux chromosomes se font vis-à-vis et sont allongés dans le sens de la longueur du fuseau. Les différentes phases de la division sont les mêmes que chez le *Bangia fusco-purpurea* (pl. XI, fig. 1, 9, 10).

Quelques-uns des stades de la division du noyau ont été figurés planche XI, figure 9 et figure text. 11, *c*. Si la décoloration n'est pas suffisante le noyau en division se présente sous forme d'un fuseau à extrémités effilées en pointe dont le centre est occupé par une ligne claire de fissuration. Avec une régression appropriée on voit nettement deux chromosomes distincts à la métaphase (fig. 9, pl. XI).

La formation des chromosomes des noyaux-fils paraît

résulter d'une division transversale des chromosomes de la métaphase, mais nous ne saurions affirmer ce fait en toute certitude (fig. 9, pl. XI). A la fin de la division on retrouve

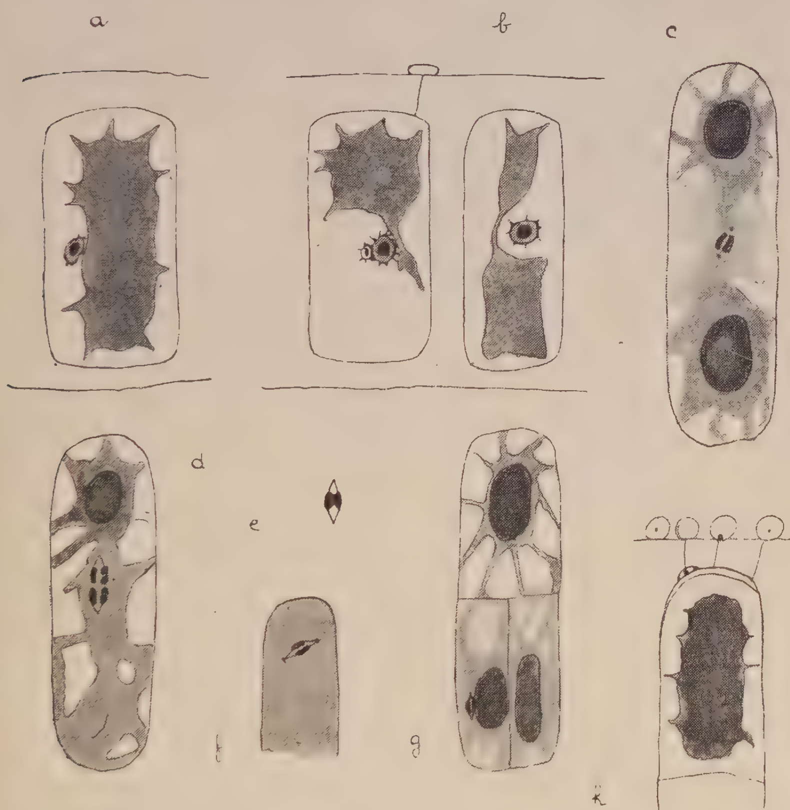



Fig. 12. — *Porphyra umbilicalis* f. *linearis.* (*a*) Carpogone avant fécondation ; (*b*) deux carpogones dont l'un montre les noyaux mâles et femelles avant la fusion et l'autre le noyau double de fusion ; (*c*) première division de la zygote : noyau avec chromosomes bivalents, chromatophore déjà divisé en deux parties ; (*d*) première division de la zygote avec noyau à l'anaphase ; (*e*) deuxième mitose ; (*f*) troisième mitose ; (*g*) carpogone au cours de la formation des carpospores avec en bas un noyau se divisant ; (*h*) plusieurs spermaties avec leur noyau diversement placé au voisinage d'un carpogone fécondé. Gr. env. 1.500.

encore parfois deux masses chromatiques accolées dans la reconstitution des noyaux-fils (fig. 7, pl. XI).

Certains détails cytologiques de la fécondation sont beaucoup plus faciles à mettre en évidence chez les *Porphyra* que chez les *Bangia* : c'est ainsi qu'il n'est pas rare de retrouver le noyau mâle après sa pénétration dans les prolongements cytoplasmiques des papilles (pl. XI, fig. 6 et 8) ou dans le protoplasme du carpogone au voisinage du noyau femelle ; on remarque dans ce cas la grande inégalité de taille des deux noyaux (fig. 12, *b*). Aussitôt après la fusion des noyaux une division péricline intervient dans l'œuf fécondé (fig. 8, pl. XI). Dans cette première division de la zygote la division du pyrénoïde et du chromatophore précède celle du noyau, au lieu que c'est l'inverse qui a lieu pour une division végétative (fig. 12, *b*, *c*).

Comme chez les *Bangia* plusieurs observations nous font croire que le chromatophore mâle ne prend pas part à la fécondation et demeure inutilisé dans l'enveloppe vidée de la spermatie (fig. 11, *a*). Au moment de la fécondation, le protoplasme du gamète est d'abord employé à la formation d'un fin filament qui perfore l'épaisse membrane et prend contact avec le carpogone ; c'est alors seulement que le noyau s'engage dans le canalicule de fécondation (fig. 11, *a*).

Le nodule chromatique qui se forme à l'extrémité des canalicules au contact du carpogone doit être interprété comme le résidu du protoplasme et du noyau des gamètes en surnombre qui ne réussissent pas à pénétrer à l'intérieur de la cellule femelle (fig. 12, *h*).

Il était d'un grand intérêt de savoir à quel moment du cycle évolutif intervient la réduction chromatique. H. Kylin (1922) constate que les Bangiacées n'ont pas été étudiées au point de vue cytologique et que par conséquent nous ne connaissons pas l'évolution des phases nucléaires. Il pense que la réduction a lieu aussitôt après la fécondation de sorte que les Bangiales se rangeraient au point de vue de l'alternance des phases auprès des Floridées haplobiontes (*Scinaia*, *Nemalion*).

Nous sommes en mesure de confirmer cette hypothèse. La première division du noyau de la zygote donne lieu à un fuseau très court avec deux centrosomes bien nets : les chromosomes vus au stade de la plaque équatoriale sont très gros et paraissent fissurés longitudinalement ; nous pensons qu'ils doivent être considérés comme bivalents. A l'anaphase certains des chromosomes–fils ont aussi cette apparence « double ». La deuxième division montre à la métaphase deux chromosomes, seulement un peu plus gros encore que pour une division végétative. Les divisions ultérieures sont du type ordinaire à deux chromosomes que nous connaissons pour les divisions végétatives et aucune différence ne saurait être notée entre elles (fig. 12).

Par conséquent c'est, sans aucun doute, à la germination de l'œuf et dans les deux premières divisions qui suivent la fécondation que la réduction chromatique s'opère. Tout le développement des *Porphyra* a donc lieu sous la phase haploïde et le groupe des Bangiales peut être comparé à ce point de vue aux « Floridées haplobiontes » de Svedelius.

Le protoplasme des *Porphyra* contient en dehors du noyau et du chromatophore, des grains d'amidon spécial et des vacuoles plus ou moins nombreuses. On peut facilement colorer vitalement ces vacuoles par le rouge neutre, même dans les carpospores et dans les spermaties.

Il ne paraît pas que les autres éléments figurés du cytoplasme que l'on trouve chez la plupart des végétaux et qui ont reçu les noms de cytosomes (P. A. Dangeard) ou de mitochondries inactives (Guilliermond) soient bien différenciés chez les *Porphyra*. Dans quelques cas favorables on trouve bien quelques très fines granulations difficiles à voir, mais le fait n'est peut-être pas général, car, souvent, même après l'emploi de la méthode de Regaud, le protoplasme paraît complètement homogène et dépourvu même de ces petits grains colorés. D'autres fixateurs qui d'ordinaire conservent les cytosomes, tels que le formol faible ou le liquide

de Laguesse ont été employés sans résultats plus satisfaisants. Il faut donc arriver à cette idée que chez les *Porphyra* les cytosomes sont absents ou à l'état rudimentaire, conclusion comparable à celle que nous avons formulé pour les *Bangia*.

## CHAPITRE III

### Germination des spores.

Chez les *Porphyra* les spores neutres germent comme chez les *Bangia* en donnant directement de petites plantules à développement immédiat, mais les *Porphyra*, comme l'on sait, présentent très rarement ce genre de spores et nous n'avons pas trouvé de pieds asexués parmi le grand nombre d'échantillons que nous avons examinés.

La germination des carpospores a été étudiée par plusieurs auteurs depuis les premiers travaux de Thuret, Reinke, Berthold; dernièrement elle a fait l'objet de nouvelles recherches de la part de Grubb, Kylin et Yendo. Malgré tout on ne sait pas encore au juste quelle est la destinée des plantules issues des carpospores et l'on n'a jamais trouvé ces dernières sur place.

Les plantules qu'on obtient dans les germinations au laboratoire diffèrent d'ailleurs entre elles d'une manière sensible ; il suffit pour cela de comparer les figures qu'en ont donné Grubb et Kylin. Les germinations que nous avons obtenues se rapprochent beaucoup de celles figurées par Kylin, mais ne leurs sont nullement équivalentes. Pour ces raisons il faut croire que les conditions extérieures ont une grande influence sur ces germinations. Nous n'avons pas poussé les cultures très longtemps, huit jours au plus, et dans ces conditions nous décrirons seulement le début de la germination.

Les carpospores après avoir manifesté des mouvements amiboïdes durant un certain temps, s'arrondissent et s'en-

tourent d'une membrane, mais elles ne germent pas immédiatement et demeurent plusieurs jours au repos. Lorsqu'elles germent, elles poussent à l'un des pôles de la cellule un tube assez étroit muni d'une épaisse membrane, dans lequel s'engage le chromatophore qui prend la forme d'un ruban allongé (pl. XII, fig. 9, 10).

Pendant ce temps, la spore se vide presque entièrement de son contenu et sa cavité se remplit de grandes chambres vacuolaires séparées par des bandelettes de protoplasme granuleux. Bientôt une première cloison apparaît dans le filament germinatif ; des deux cellules ainsi formées, l'une comprend l'extrémité du tube germinatif avec une portion du chromatophore, l'autre, la spore et le début du tube germinatif avec l'autre partie du chromatophore. Dans la suite la spore se gonfle beaucoup et sa cavité paraît presque vide, étant occupée surtout par de grandes chambres limitées par quelques travées de protoplasme (pl. XII, fig. 9, 10).

Nos cultures n'ont pas été prolongées plus avant ; nous savons que, d'après Kylin, les cloisonnements continuent durant un certain temps et que la spore peut pousser autour d'elle plusieurs filaments germinatifs cloisonnés et colorés. Le savant suédois a vu qu'à un certain moment, au bout de plusieurs semaines de germination, la petite plantule donnait naissance à une spore et il suppose que celle-ci serait alors capable de développement direct.

Le développement des *Porphyra* sur nos côtes atlantiques a lieu dans de nombreux cas aussi bien l'hiver que l'été et, lorsqu'il s'agit d'une côte exposée, la zone à *Porphyra umbilicalis* développée sur le rocher est présente, avec quelques vicissitudes, toute l'année. Quant à la reproduction sexuée, elle a lieu également en toute saison et par conséquent des quantités énormes de carpospores sont produites ; que deviennent-elles ? C'est ce que nous ignorons complètement à l'heure actuelle.

Les très jeunes plantules de *Porphyra* ont d'ailleurs été

très rarement observées dans la nature. Thuret a décrit, dans les *Etudes phycologiques* la formation d'une plantule de *P. laciniata* ; d'autre part il a figuré le début de la germination des carpospores, mais il déclare lui-même qu'il n'a pas été en mesure de relier les deux stades observés. On peut remarquer aujourd'hui que ces deux phases ne correspondent pas très vraisemblablement à la germination des mêmes spores et par conséquent ne pouvaient pas être reliées sans intermédiaire un peu compliqué. Depuis Thuret nous ne voyons guère que Rosenvinge qui ait décrit de jeunes plantules de *Porphyra* ; le savant figure d'ailleurs seulement une plantule assez âgée de *Porphyra umbilicalis* croissant sur un *Nemalion* ; c'est déjà une petite lame de forme lancéolée dont la base s'amincit en une sorte de crampon fixateur où viennent converger les prolongements radiculaires des cellules inférieures (1).

Il est donc opportun de dire quelques mots des plantules de *Porphyra* que nous avons eu l'occasion de reconnaître sur la côte, d'autant plus que tous les stades du développement ont été observés à partir des spores elles-mêmes.

Les plantules dont il s'agit avaient germé sur des *Fucus* (2) dans la zone moyenne de la marée. Comme à ce niveau ne se développe en epiphyte que le *Porphyra leucosticta*, il est très probable que les germinations appartenaient à cette espèce, dont on trouvait, d'ailleurs, de jeunes thalles en voie de croissance atteignant quelques centimètres de longueur sur les rameaux des *Fucus* de cette zone.

Les plantules les plus jeunes ont seulement deux cellules dont l'inférieure se prolonge en un rhizoïde incolore encore très court (pl. V, fig. 2) ; à côté de ces jeunes germinations se voient parfois des spores relativement grosses qui viennent de se fixer sur la paroi extérieure du *Fucus* (Pl. XII, fig. 1). Il

1. M. Grubb vient de décrire une plantule à peu près de même âge recueillie sur le rocher.
2. Il s'agissait d'une variété *evesiculosus* du *F. vesiculosus*.

se produit peu de changements jusqu'au stade de huit à dix cellules, moment où la fronde cesse d'être linéaire et commence les premiers cloisonnements destinés à donner un thalle aplati en lame. La première cloison apparaît au-dessus de la cellule basale et de là gagne les cellules supérieures qui auparavant se sont allongées dans le sens transversal. Après une deuxième division dans cette même direction, la région moyenne de la lame possède quatre files de cellules, tandis que la base s'amincit graduellement en un crampon : déjà à ce stade les trois cellules inférieures concourent par leurs prolongements inférieurs filiformes à renforcer la solidité du rhizoïde (pl. XII, fig. 4, 5, 6, 7).

La lame s'accroît ensuite d'une part au moyen des divisions de la cellule supérieure qui joue le rôle d'une initiale et d'autre part par le jeu de divisions intercalaires. Enfin sur un jeune thalle de 0,5 à 1 mm. de longueur il se dessine généralement déjà des lobes qui possèdent chacun une initiale en forme de coin.

Les germinations de *Porphyra* que nous avons observées sur la côte sont donc du type « à développement direct ». C'est le même mode que nous avons décrit pour les germinations des spores neutres de *Bangia*. Il reste à rechercher et à trouver comment sont produites les spores qui sont à l'origine de ces plantules : le cycle de végétation des *Porphyra* de nos côtes se trouvera alors presque complètement établi.

En terminant ce travail je tiens à exprimer toute ma reconnaissance au directeur du Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, mon père, dont les conseils ne m'ont pas manqué au cours de ces recherches.

Enfin j'adresse mes bien vifs remerciements aux membres du Conseil de la Caisse des Recherches scientifiques dont l'aide matérielle m'a été précieuse pour l'exécution de ce mémoire.

## RÉSUMÉ

La reproduction par voie sexuée chez le *Bangia fusco-purpurea* se rencontre assez rarement et elle passait pour ne pas exister sur nos côtes atlantiques. Un heureux hasard nous a mis en présence de stations étendues où cette algue se reproduit par spores et par œufs sur la côte de Quiberon (Morbihan).

Au cours de la description des phénomènes de reproduction chez le *Bangia*, nous avons montré que la première cloison de l'œuf fécondé est anticline et non péricline comme il était admis jusqu'ici suivant Berthold. Il en résulte une différence avec le genre *Porphyra* où cette cloison est péricline.

Il y avait intérêt à reprendre l'étude de la formation de l'œuf et des canalicules de fécondation qui, depuis longtemps, n'avait pas fait l'objet de nouvelles recherches. D'ailleurs le phénomène principal de la fécondation, c'est-à-dire la fusion des noyaux de sexes différents restait ignoré.

Chez les *Porphyra* et chez les *Bangia* il se forme des canalicules de fécondation puis la pénétration des noyaux mâles dans ces canalicules et la fusion ultérieure des noyaux mâles et femelles ont lieu successivement. La formation de canalicules spermatiques peut avoir lieu sur l'une ou l'autre face du thalle pour un même carpogone, ce qui double les chances de fécondation.

L'absence de papilles et de protubérance de la membrane (pseudo-trichogyne) paraît spéciale à certaines frondes chez les *Porphyra*. C'est le cas rencontré chez tous les *P. umbili-*

*calis f. linearis* observés. Il ne paraît pas dû à des circonstances locales de retard dans la fécondation, comme le pensait Berthold. Dès la fertilisation ces pseudo-trichogynes se résorbent. Il y a là quelque chose de comparable au flétrissement du trichogyne des Floridées après la fécondation.

Les spermaties, ou gamètes mâles, chez les *Bangia* et les *Porphyra*, bien qu'à peu près complètement incolores à maturité, possèdent encore un chromatophore en forme de plaque plus ou moins lobée munie d'un pyrénoïde ; le noyau petit, mais normal occupe le centre et quelques granules du vacuome colorables *in vivo* sont répartis dans le cytoplasme. Aussitôt qu'elle s'est fixée sur la membrane extérieure des carpogones, la spermatie pousse un fin prolongement cytoplasmique qui perfore la membrane pectosique et le noyau ne s'y engage qu'une fois la liaison établie avec le protoplasme du carpogone ; le chromatophore demeure inutilisé et ne prend pas part à la fertilisation (1).

Malgré les conditions, précaires en apparence, réalisées pour l'union sexuée, il y a presque toujours plusieurs spermaties et plusieurs canalicules de fécondation pour un même carpogone. Mais la polyspermie n'a pas lieu en raison de l'arrêt des spermaties inutiles contre la membrane protoplasmique de l'élément femelle.

Le noyau chez les *Bangia* et les *Porphyra* était très mal connu. Les recherches d'Ishikawa le présentaient comme un simple globule homogène, c'est-à-dire avec une structure primitive et toute spéciale. Nous avons montré que c'était là seulement le nucléole et que le noyau complet avait une structure normale comportant une membrane, un nucléoplasme et un gros caryosome.

La structure du noyau au repos est la même, d'après nos recherches, chez les *Bangia* et chez les *Porphyra*.

La division du noyau n'était connue que par un travail

1. Non plus que le vacuome sans doute, ce qui n'est pas indispensable à sa transmission héréditaire d'ailleurs.

récent d'Ishikawa chez le *Porphyra tenera* où l'auteur admet la présence de trois chromosomes incomplètement séparés et un type de division de caractère intermédiaire entre la mitose et l'amitose.

Nous avons montré chez le *Bangia fusco-purpurea* et chez le *Porphyra umbilicalis* qu'il y a deux chromosomes bien distincts à la métaphase d'une division végétative. Les diverses phases de la division ont été décrites : la présence de chromosomes distincts, de centrosomes et d'un fuseau nucléaire indique qu'il s'agit d'un mode de division indirect. L'existence d'un nombre réduit de chromosomes (2) et certaines particularités du fuseau impriment peut-être un caractère primitif à cette division. C'est en effet chez les Foridées les plus simples (*Nemalion*, etc.) qu'on trouve le plus petit nombre de chromosomes (8 ou 10).

L'étude du noyau a permis d'aborder la question de la réduction chromatique toute nouvelle dans ce groupe.Les données recueillies chez le *Porphyra umbilicalis* permettent d'affirmer que la réduction se place à la germination de l'œuf, au moment de la formation des carpospores. Ainsi le développement des Bangiacées a lieu sous la phase haploïde et le rapprochement s'impose avec les Floridées haplobiontes.

L'hypothèse émise par Kylin et quelques autres à ce sujet se trouve par conséquent vérifiée.

Chez les *Bangia* et les *Porphyra* les cytosomes ou mitochondries reconnus chez beaucoup de végétaux sont à l'état rudimentaires ou manquent complètement.

Chez les *Bangia* il s'accumule dans les carpospores et dans les spores asexuées un produit hydrocarboné comparable à « l'amidon floridéen ». Chez les *Porphyra* cette réserve existe également et paraît de même nature.

Des germinations de spores asexuées ou sexuées ont été obtenues en cultures au laboratoire.

Dans la nature la série des stades de développement d'un jeune *Porphyra* a été observée à partir de spores à développe-

ment direct d'origine inconnue. Les thalles producteurs de ces spores devront être recherchés. Ces germinations que l'on ignorait à des stades aussi précoces permettent de noter le mode de formation du thalle lamelleux et celui des crampons fixateurs.

En résumé le cycle évolutif des *Bangia* et des *Porphyra* est en voie d'être élucidé et la solution complète de ce problème intéressant ne saurait tarder à être fournie.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE


Berthold. — Zur Kenntniss der Siphoneen u. Bangiaceen (*Mitteilungen Zool. Stat. zu Neapel*, II. Leipzig, 1882).

— Die Bangiaceen des Golfs von Neapel (*Fauna u. Flora*, monographie, VII. Leipzig, 1882).

Derbès et Solier. — Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues (Paris, 1856).

Grubb (V. M.). — The attachments of *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag. (*Annals of Bot.*, XXXVII, n° CXLV, 1923).

— Observations on the Ecology and Reproduction of *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag. (*Rev. algol.*, I, n° 3. Paris, 1924).

Hamel (G.). — Bangiales in Floridées de France (*Rev. algolog.*, t. I, 1924).

Ishikawa (M.). — Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellm. (*Botan Magaz.* Tokyo, 35, 1921).

— On the phylogeny of Rhodophyceæ (*Botan. Magaz.*, 38, p. 159. Tokyo, 1924).

Joffé (R.). — Observations sur la fécondation des Bangiacées (*Bull. Soc. botan. de France*, 43).

Janczewski. — Etude anatomique sur les *Porphyra* (*Ann. des Sc. nat.*, 5e série, t. XVII, 1878).

Kylin (H.). — Uber die Entwickl. geschisch. der Bangiaceen (*Arkiv. f. Botan.*, 1922).

Mangenot (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues (*Arch. de Morphol. gén. et expér.* Paris, 1922).

Oltmanns. — Morphologie u. Biologie der Algen (Iéna, 1922).

Reinke. — Uber die Geschlechtspfl. von *Bangia fusco-purpurea* (*Botan. Jahrb.*, XI, 1878).

Rosenvinge. — Marine Algæ of Denmark (Mém. de l'Académie Roy. des Sc. et des Lettres de Danemark, 7e série, Sect. des Sc., t. VIII, n° 1, 1909).

Schmitz. — Bangiales in Engler et Prantl. (*Naturl. Pfl. fam.* Leipzig, 1896).

Svedelius. — Bangiales in Engler et Prantl. (*Naturl. Pfl. fam. Nachtr.* Leipzig, 1911).

Thuret. — Etudes phycologiques (Paris, 1878).

— In Le Jolis, Algues marines de Cherbourg, 1863.

PLANCHES HORS TEXTE

# EXPLICATIONS DES PLANCHES

## Planche VIII

*Bangia fusco-purpurea*

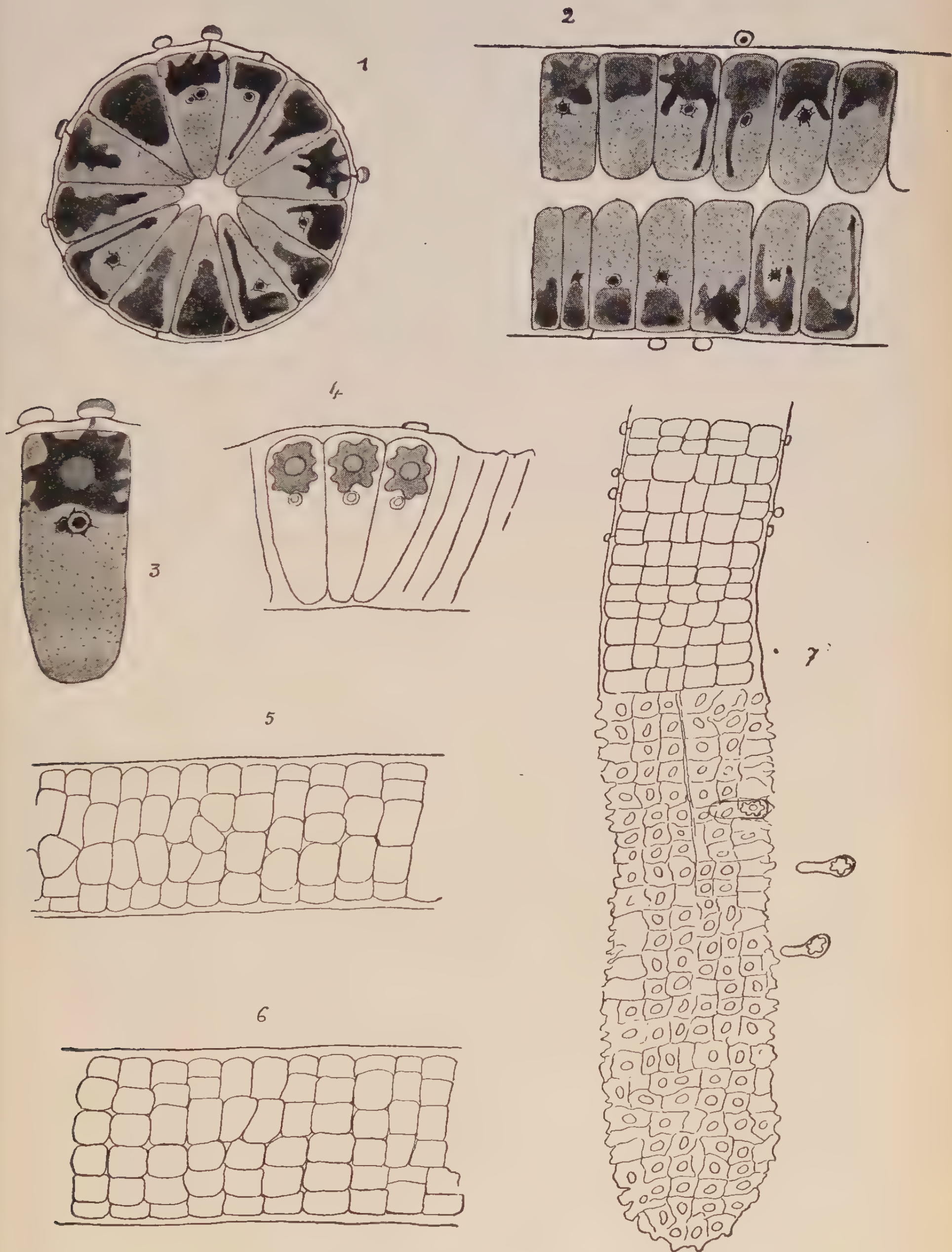
Fig. 1. — Coupe transversale d'un thalle femelle au niveau où s'opère la fécondation : spermaties fixées, canalicules de fécondation, noyaux mâles et femelles au contact (méthode de Regaud). Gr. : 800.

Fig. 2. — Même stade que précédemment en coupe longitudinale : une spermatie visible avec son noyau vient de se fixer (méthode de Regaud). Gr. : 800.

Fig. 3. — Une cellule femelle au moment de la fécondation ; noyau mâle et noyau femelle au contact ; on remarque quelques granulations dans le cytoplasme (Regaud). Gr. : 1.500.

Fig. 4. — Trois carpospores encore prisonnières à l'intérieur du thalle ; les loges voisines se sont vidées de leurs spores (Regaud). Gr. : 800.

Fig. 5, 6, 7. — Observation d'un même thalle femelle : en 5 au-dessous de la région fructifiée, en 6, région située plus haut où des cloisonnements ont eu lieu, en 7, l'extrémité de ce thalle, montrant la région où s'est opérée la fécondation d'où sont résultées des divisions en carpospores ; plus loin sortie des carpospores par des perforations de la cuticule (observ. vit.). Gr. : 500.


1
2
3
4
5
6
7

## Planche IX

*Porphyra umbilicalis.*

Fig. 1. — Thalle femelle de *Porphyra umbilicalis* observé de face au moment de la fécondation. Le réseau cellulaire situé à un niveau inférieur à celui des papilies n'a pas été figuré. Gr. : 800.

Fig. 2. — Coupe transversale du même thalle. A droite la zygote s'est divisée en deux cellules superposées. Gr. : 1.000.

Fig. 3. — Une protubérance du thalle vue de face, avec deux papilles protoplasmiques, entourée de trois spermaties qui ont émis des canalicules de fécondation. Gr. : 1.600.

Fig. 4. — Coupe frontale d'un groupe de huit carpospores issu de la zygote. Gr. : 1.000.

Fig. 5. — Vue de face de deux groupes de carpospores. Gr. : 800.

Fig. 6. — Divisions de zygotes dans le thalle vu de face. Gr. : 800.

Fig. 7. — Bord d'un thalle avec cellules femelles dépourvues de papilles que les spermaties atteignent par des canalicules très allongés. Gr. : 800.

Fig. 8, 9, 10. — Marche des divisions dans l'anthéridie. Production de 128 spermaties. Gr. : 800.

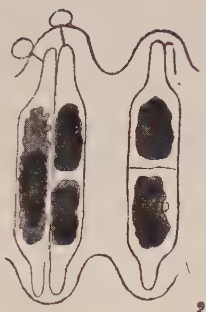
Fig. 11. — Canalicules de fécondation sur le bord d'un thalle femelle. Deux d'entre eux sont seulement ébauchés. Gr. : 800.

Fig. 12. — Zygotes divisées après fécondation : on voit la trace des canalicules spermatiques. Gr. : 600.

Fig. 13. — Coupe en long d'un groupe de 16 carpospores. Gr. : 600.

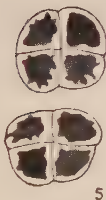
Fig. 14, 15, 16. — Divisions d'une anthéridie à 128 spermaties en projection horizontale. Gr. : 800.

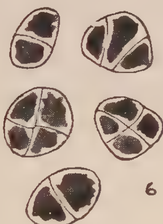

1

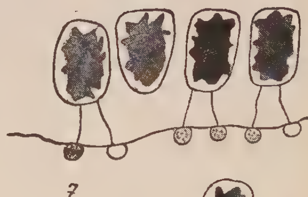

2


3

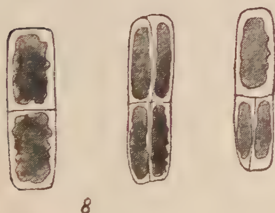

4


5


6

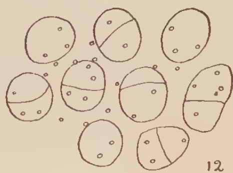

7

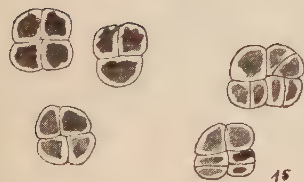


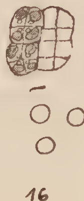

8


9


10


12


14


15


16


13

## Planche X

*Bangia fusco-purpurea.*

Fig. 1. — Cellule avec chromatophore découpé, pyrénoïde à structure filamenteuse et petites vacuoles (Flemming). Gr. : 1.600.

Fig. 2, 3, 4, 5. — Stades divers de division cellulaire végétative : (2) noyaux fils éloignés l'un de l'autre ; (3) scission du pyrénoïde et du chromatophore ; (4) fuseau nucléaire ; (5) anaphase. Gr. : 1.600.

Fig. 6 *a*. — Stades successifs de la division nucléaire végétative Gr. : 2.000·

Fig. 6 *b*. — Deux stades de la métaphase sur une préparation très différenciée Gr. : 2.000.

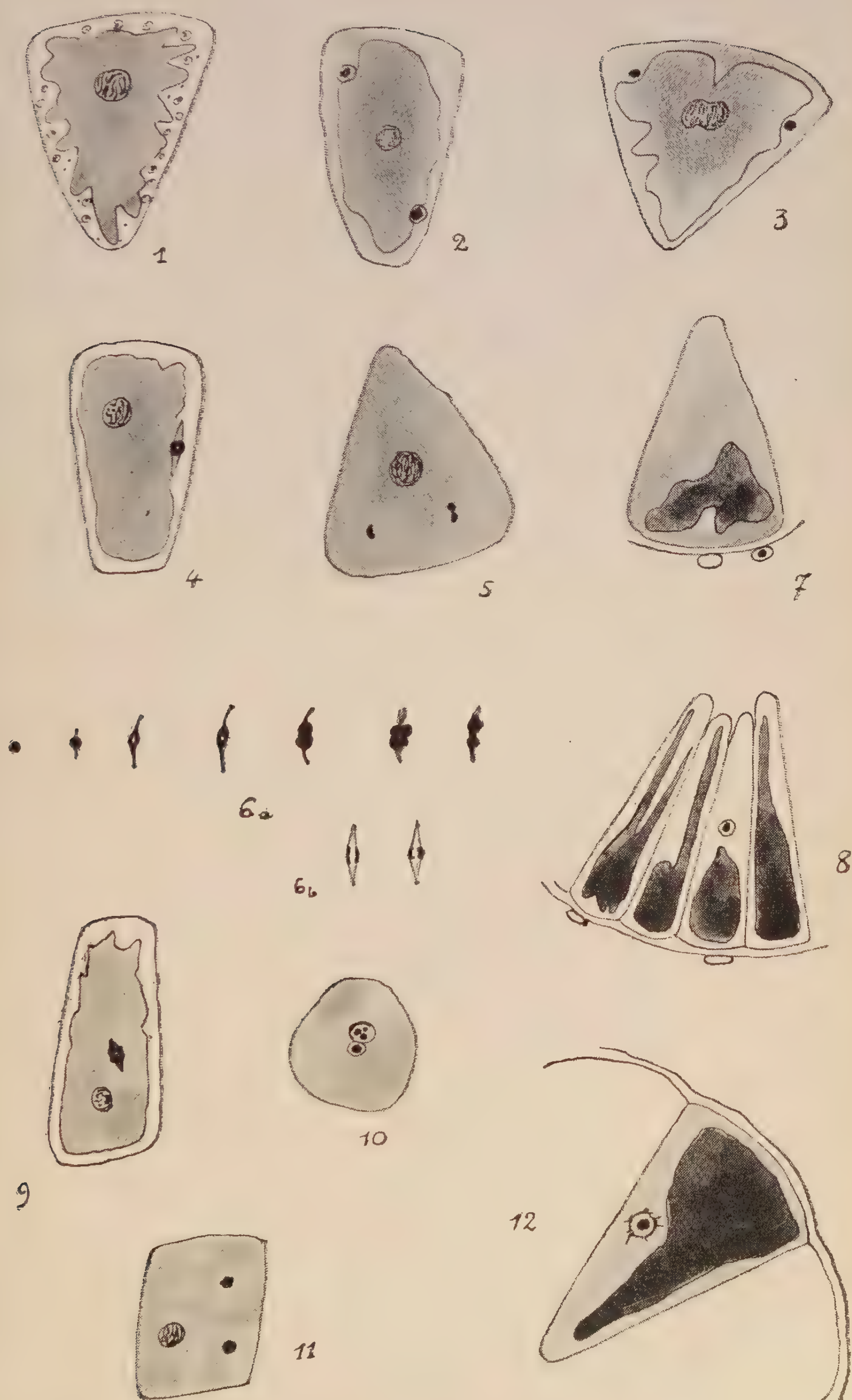
Fig. 7. — Cellule femelle sur laquelle se sont fixées deux spermaties ; l'une encore pourvue de son noyau. Gr. : 1.600.

Fig. 8. — Zygotes divisées après fécondation : spermaties aplaties et vidées. Gr. : 1.600.

Fig. 9, 11. — Deux stades de la division nucléaire. Gr. : 1.600.

Fig. 10. — Noyaux mâles et femelles avant la fusion. Gr. : 1.600.

Fig. 12. — Portion de coupe transversale d'un filament montrant le chromatophore et le noyau au repos. Gr. : 1.800.


1
2
3
4
5
7
6a
6b
8
9
10
11
12

## Planche XI

*Porphyra umbilicalis.*

Fig. 1 et 2. — Cellules montrant le noyau au repos et en division par la méthode de Bouin. Gr. : 2.000.

Fig. 3. — Cellule femelle ou zygote avant division (méthode de Regaud). Gr. : 2.000.

Fig. 4. — Zygote à la première division (méthode de Regaud). Gr. : 2.000.

Fig. 5. — Cellule femelle avec papilles protoplasmiques et pseudo-trichogynes bien développés. Gr. : 2.000.

Fig. 6. — Pénétration du noyau mâle dans la papille protoplasmique au moment de la fécondation. Gr. : 2.000.

Fig. 7. — Première division de la zygote : à droite division du noyau, à gauche première cloison. Gr. : 2.000.

Fig. 8. — Portion de thalle femelle avec pseudo-trichogynes montrant à gauche la pénétration des noyaux mâles dans la papille protoplasmique des cellules femelles. Gr. : 2.000.

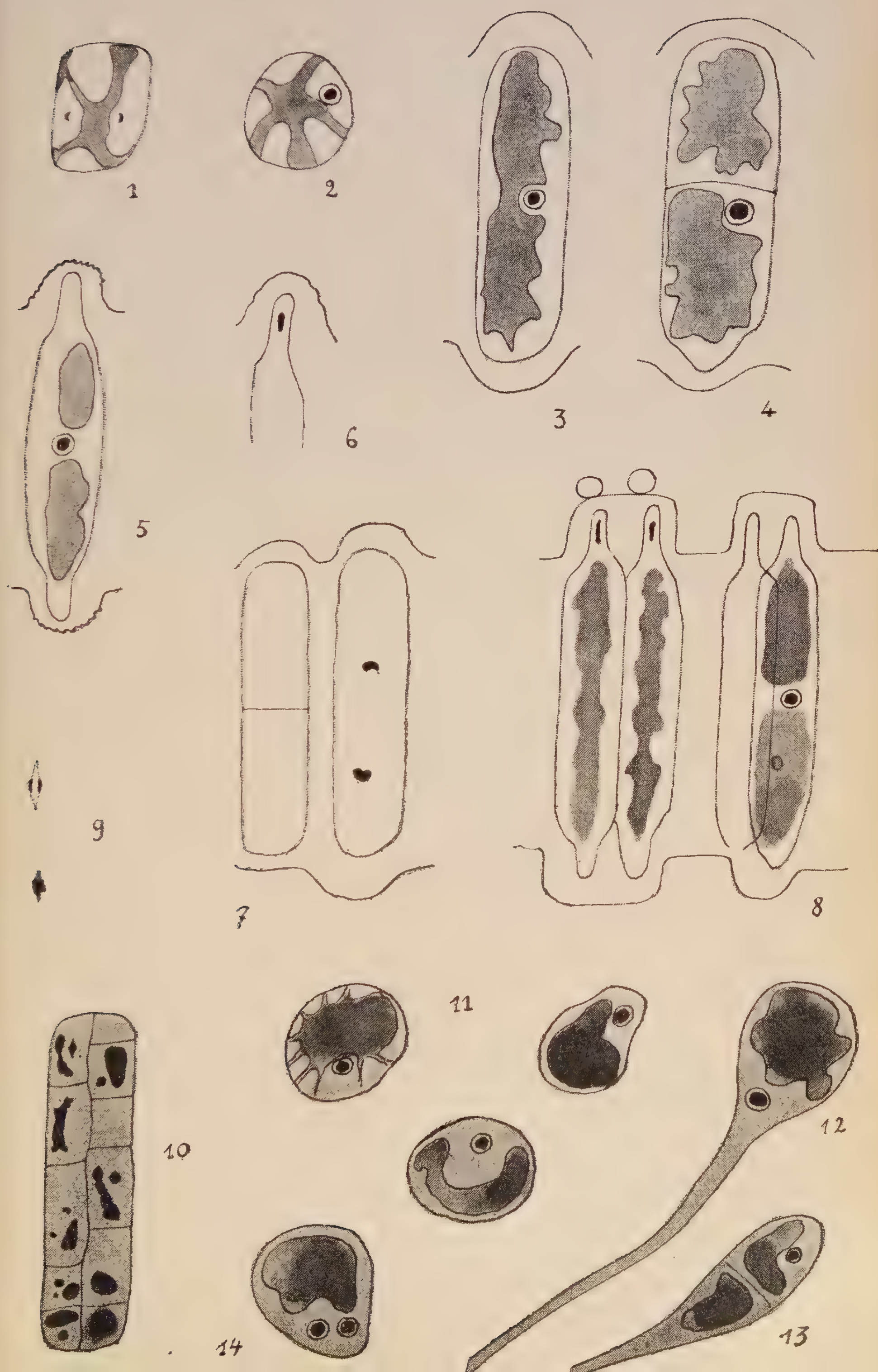
Fig. 9. — Stades de la division du noyau végétatif. Gr. : 2.000.

Fig. 10. — Coupe frontale d'une anthéridie avant maturité : chloroplastes irréguliers, noyaux au repos ou en division. Gr. : 2.000.

Fig. 11. — Coupes transversales de cellules végétatives passant par le noyau. Gr. : 2.000.

Fig. 12, 13. — Cellules basilaires avec rhizoïde fixateur. Gr. : 1.000.

Fig. 14. — Cellule basilaire qui a deux noyaux. Gr. : 1.000.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

## Planche XII

*Porphyra leucosticta et umbilicalis*

Fig. 1. — Spore germant à la surface d'un *Fucus*. Gr. 1.400.

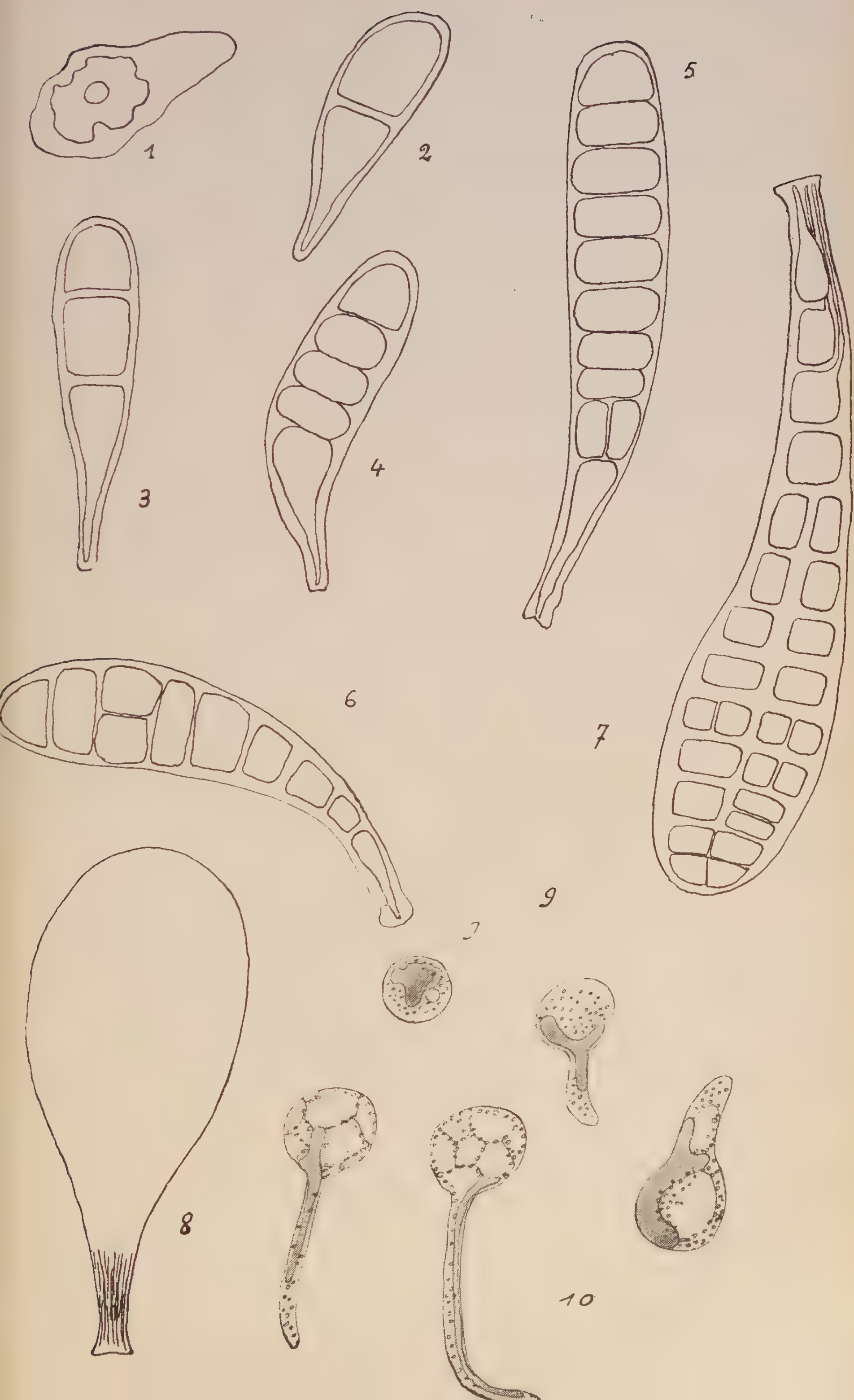
Fig. 2, 3, 4, 5. — Stades successifs de la germination de *Porphyra leucosticta* observés à la surface d'un *Fucus*. En 5 on observe le début de la formation de la lame. Gr. : 1.400.

Fig. 6, 7. — Deux plantules un peu plus âgées de *P. leucosticta* montrant le mode de formation de la lame et en 7 le début du crampon fixateur. Gr. 700 (7) et 1.000. (6)

Fig. 8. — Jeune thalle du même *Porphyra* plus âgé montrant la forme de la lame et le crampon fixateur (schématique). Gr. : 60.

Fig. 9. — Carpospore de *Porphyra umbilicalis* avec noyau, chromatophore et granules de réserve. Gr. : 1.000.

Fig. 10. — Stades divers de la germination de la carpospore de *P. umbilicalis* observés au laboratoire. Gr. : 1.000.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

# Sur l'origine des vacuoles

par Pierre DANGEARD

---

L'opinion des biologistes au sujet des vacuoles de la cellule a beaucoup varié suivant les époques. Dans la théorie de De Vries et dans celle de Van Tieghem qui est très voisine de la précédente, les vacuoles sont comparables à des plastes, d'où les noms de « tonoplastes » et d' « hydroleucites » qu'elles ont reçues à cette occasion. Ces sortes de plastes liquides, pourvus d'une membrane différenciée, se multiplient aux dépens les uns des autres et ne prennent jamais naissance par néoformation.

Ces idées, sans avoir jamais eu beaucoup de succès, ont été abandonnées et l'on s'est rallié depuis à l'opinion dont Pfeffer a été le porte-parole le plus autorisé. Pour ce savant les vacuoles n'ont aucun caractère de régularité : non seulement elles ne constituent pas un élément obligatoire de la cellule, mais elles peuvent être créées artificiellement par voie expérimentale.

A la suite des recherches que nous avons publiées il y a quelques années sur les vacuoles végétales, nous avons montré qu'il n'y a pas de cellule sans vacuoles et nous avons été conduit à reprendre l'idée de la permanence de ces éléments.

Nous avons montré que, chez les Phanérogames, toutes les cellules sont pourvues de vacuoles, quel que soit leur état et que leur conservation est assurée dans les graines

1. Pierre Dangeard. *Recherches de biologie cellulaire* (*Evolution de l'appareil vacuolaire chez les végétaux*). (*Le Botaniste*, sér. XV, 1923).

par le moyen des grains d'aleurone. A la germination ce sont ces mêmes grains d'aleurone qui sont l'origine des vacuoles que l'on voit apparaître dans les différents tissus en voie de développement. Ainsi les vacuoles n'apparaissent pas dans le protoplasme comme une néoformation, mais tirent toujours leur origine de vacuoles préexistantes, ou de corpuscules vacuolaires préformés.

Cette thèse de la permanence du vacuome prenait appui à cette époque sur les travaux de P. A. Dangeard, grâce auxquels nous savions que la transmission des vacuoles se faisait par les spores des Champignons et les corps reproducteurs des Algues (1). Nous n'avions fait que suivre l'impulsion première donnée par ces recherches et cherché à généraliser des vues qui ne s'étendaient encore qu'à un domaine restreint. Nos observations sur les méristèmes, sur les grains d'aleurone et sur le pollen sont venues s'ajouter comme des preuves nouvelles qui nous ont permis de formuler une conception d'ensemble de l'évolution vacuolaire.

On sait que le mot de *vacuome* (P. A. Dangeard), très employé aujourd'hui, symbolise ce caractère nouveau attribué à l'appareil vacuolaire (2).

Cependant la nouveauté de cette conception des vacuoles devait surprendre beaucoup de biologistes et attirer les critiques de ceux d'entre eux qui s'en tiennent toujours à la théorie de Pfeffer.

Dans un mémoire récent, Guilliermond a publié des observations sur l'origine des vacuoles qui se présentent comme une critique d'ensemble de nos idées sur le vacuome (3).

1. P. A. Dangeard, *Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures* (*Bull. Soc. Mycol. Fr.*, t. XXXII, 1916) ;
*Notice sur les travaux scientifiques* (Supplément) (Paris, 1917).

2. Actuellement même, des zoologistes ont décrit dans le cas particulier de l'œuf d'Oursin des phénomènes d'évolution vacuolaire comparables à ceux des Végétaux où le vitellus paraît tenir le rôle des grains d'aleurone (M. Parat, C. R. Soc. biol., 1927, n° 17).

3. Observations sur l'origine des vacuoles par A. Guilliermond (Vol. jubil. V. Grégoire, 2e partie, *La Cellule*, vol. XXXVI).

On y trouve d'abord une sorte de démonstration *a priori* de la soi-disant invraisemblance de notre théorie, puis une étude des faits eux-mêmes qui seraient contraires ou difficilement conciliables avec la thèse de la permanence des vacuoles.

Nous allons successivement examiner les arguments de Guilliermond et finalement les confronter avec les faits.

Guilliermond nous adresse tout d'abord une critique très générale en ces termes : « La théorie de Pierre Dangeard implique en effet que la substance qui se trouve à l'état de solution dans le suc vacuolaire est *une.* Du fait que cette substance n'est pas une, mais correspond, comme nous l'avons démontré, à des produits variés dus à l'élaboration du cytoplasme, la théorie tombe, et l'on ne peut admettre que ces produits puissent perpétuer les vacuoles. Du moment que ce sont des produits de nutrition élaborés par le cytoplasme, ils ont un commencement et une fin et la théorie de la permanence des vacuoles devient invraisemblable. » (*Loc. cit.* p. 6.)

Comme nous avons écrit dans notre thèse que « les substances renfermées dans le vacuome sont certainement diverses (1) », il est bien évident que nous sommes persuadé depuis longtemps que les vacuoles végétales renferment des produits variés. L'idée n'est donc pas due à Guilliermond et la démonstration du fait ne peut pas non plus lui être raisonnablement attribuée, car beaucoup de botanistes ont montré avant lui que le suc vacuolaire était un liquide complexe. Mais il est facile de comprendre qu'il n'est pas nécessaire à la théorie de la permanence des vacuoles que « la substance qui se trouve à l'état de solution dans le suc vacuolaire soit une ». Aucun élément de la cellule n'est dans ce cas, ni le noyau, ni les plastes qui sont pourtant les éléments permanents par excellence de

1. *Loc. cit.*, p. 222.

toute cellule végétale. Le noyau est hétérogène, même le noyau au repos comme les belles recherches de Martens viennent de le prouver avec toutes les garanties désirables. Il est bien certain aussi que les vacuoles ne renferment pas uniquement des produits de nutrition élaborés par le cytoplasme, de sorte que la destinée des vacuoles n'est pas liée, comme semble l'admettre Guilliermond, à celle de ces produits.

Notre savant contradicteur cherche ensuite à résoudre la question de l'origine des vacuoles par l'étude de quelques Champignons.

A la suite d'observations chez le *Penicillum glaucum*, après coloration vitale, il s'exprime ainsi : « Il n'est pas rare de rencontrer dans les filaments déjà pourvus de grosses vacuoles, à côté de celles-ci, de minuscules vacuoles qui renferment un petit corpuscule métachromatique (pl. I, fig. 7, 8, 14). Ces petites vacuoles paraissent se fusionner ensuite aux grosses vacuoles. Il est difficile d'expliquer la présence de ces petites vacuoles si l'on n'admet pas qu'elles résultent d'une néoformation. A moins de supposer qu'elles proviennent d'une sorte de bourgeonnement des grosses vacuoles, bourgeonnement qui ne s'observe d'ailleurs en aucun cas, on est bien obligé d'admettre qu'elles se forment *de novo* ».

Ce raisonnement ne nous semble pas irréfutable : les petites vacuoles dont parle Guilliermond ne sont pas tellement différentes des autres (si l'on se reporte aux figures de l'auteur), elles existent sur toute la longueur des filaments et rien n'empêcherait par conséquent qu'elles ne dérivent des petites vacuoles des extrémités en voie de croissance. D'autre part Guilliermond n'a pas observé le bourgeonnement des grosses vacuoles, mais il ne convaincra personne, que ce bourgeonnement est impossible dans un filament de Champignon.

Lors de l'apparition d'un rameau, il y aurait aussi néo-

formation de vacuoles. En effet, à côté de certains cas où il y aurait pénétration ou entraînement d'une vacuole du filament mère dans le bourgeon, il existerait d'autres circonstances où l'on ne trouverait aucune relation entre les vacuoles du bourgeon et celles du filament qui lui donne naissance. Mais les figures données à ce sujet sont peu démonstratives et, par exemple, les figures 6, 11 et 13 peuvent très bien s'interpréter tout autrement que ne le fait l'auteur ; rien n'empêche de penser que, dans la figure 6, la petite vacuole qui se trouve dans le bourgeon ne provient pas du filament avec lequel ce bourgeon, encore peu développé, se trouve largement rattaché.

On observe en effet dans un filament de *Penicillum* qu'une vacuole peut se déplacer en l'espace d'un quart d'heure de la distance qui, dans cette figure, sépare la petite vacuole du bourgeon du filament mère. Au contraire, la formation d'un bourgeon aussi développé demande plusieurs heures : rien d'étonnant par conséquent à ce qu'un rameau, d'abord formé d'un protoplasme sans vacuole, puisse en acquérir une rapidement aux dépens du filament voisin sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une néoformation.

Il est curieux de noter que Guilliermond a très bien vu que, si le rameau apparaît dans une région jeune, ses vacuoles se montrent dès l'abord très petites à l'image de celles du filament mère dans cette région (*loc. cit.* pl. I, fig. 18) et qu'au contraire, si le rameau apparaît plus loin du sommet en voie de croissance, les vacuoles sont plus grandes comme celles du filament. Ces faits qui nous semblent apporter une preuve que les vacuoles du rameau proviennent du filament sur lequel il prend naissance sont cependant interprétés dans un sens opposé par Guilliermond.

Au moment de la formation des conidies les figures de Guilliermond sont tout à fait en faveur d'une émigration des vacuoles des phialides dans les spores, car leur taille est semblable ici et là. Dans ce cas, pourtant très important

à envisager, Guilliermond convient qu'il n'est pas possible de décider si ce sont ou non les vacuoles des phialides qui passent dans les spores.

Après avoir montré que les observations de Guilliermond, dans ce qu'elles ont d'exact, ne sont pas par elles-mêmes contraires à la thèse de la permanence, nous verrons par l'examen d'un certain nombre de Champignons que plusieurs circonstances de la vie vacuolaire lui ont échappé, par suite surtout d'une technique défectueuse.

Pour suivre l'évolution vacuolaire chez beaucoup de Champignons, il faut avoir recours, autant que possible, à l'examen direct et n'employer la méthode des colorations vitales que dans le cas où la densité du protoplasme ne permet pas de distinguer les vacuoles.

La méthode des colorations vitales employée par Guilliermond ne pouvait pas lui permettre, comme il le dit lui-même, un examen utile prolongé. D'autre part, il est certain que la coloration vitale chez les Champignons détermine presque toujours une précipitation artificielle de la solution de métachromatine et change par conséquent beaucoup la suite de l'évolution vacuolaire. A l'état vivant, les hyphes de beaucoup de moisissures montrent au contraire des vacuoles homogènes et dont le contenu colloïdal n'a pas subi de précipitation.

C'est dans ces conditions d'examen direct, vital, dans le liquide de culture lui-même, que nous avons recherché les conditions de l'évolution du vacuome chez un certain nombre de Champignons : *Penicillum glaucum*, *Sterigmatocystis nigra*, *Oidium lactis*, Levures diverses.

Chez le *Penicillum*, nous avons constaté que, dans les hyphes végétatives, les vacuoles sont susceptibles de bourgeonner, d'où l'explication de toute une série de manifestations du vacuome que Guilliermond interprète comme des preuves de la néoformation des vacuoles.

Au sommet des filaments en voie de croissance chez un

*Penicillum*, le protoplasme est épais et ne renferme que des vacuoles très petites; mais ces vacuoles de petite taille sont susceptibles de se diviser ou de bourgeonner comme les vacuoles plus grandes que l'on trouve au delà du sommet et il en résulte que leur présence constante au sommet des hyphes s'explique très facilement sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une formation « de novo » à l'intérieur du cytoplasme (fig. 1, 2 pl. XIII).

C'est surtout sur de jeunes thalles, récemment issus de la spore que les cas de bourgeonnement des vacuoles sont es plus nets : si l'on observe, sur ces exemples, le premier article au voisinage de la cloison qui le limite à sa base, on trouve dans cette région de nombreuses vacuoles de tailles diverses en voie de bourgeonnement. Il suffit de quelques minutes d'observation pour noter des changements très appréciables tels que divisions de vacuoles en deux, formation d'étranglements, bourgeonnements de petites vacuoles aux extrémités aminçies des vacuoles plus grosses. Il est indéniable qu'il y a en ces points une zone de multiplication active des vacuoles que rend nécessaire l'allongement de l'hyphe du Champignon qui se manifeste plus particulièrement dans cette région (fig. 2, pl. XIII),

Dans les articles suivants qui sont toujours situés entre doux cloisons transversales, le bourgeonnement vacuolaire est beaucoup moins actif, surtout s'il s'agit d'un Champignon âgé et non de germinations récentes et l'on peut parfois observer longtemps de grosses vacuoles étranglées en leur milieu sans assister à leur division ; il se peut en effet que l'accroissement intercalaire soit très ralenti (fig. 10, pl. XIII).

On peut s'expliquer ainsi que Guilliermond n'ait pas remarqué la faculté de bourgeonner des vacuoles chez les Champignons qu'il a examinés, d'autant plus qu'il a employé des colorations vitales qui diminuent ou suppriment cette faculté.

Cependant le pouvoir de bourgeonner est une propriété

certaine des vacuoles de Champignons, comme nous l'avons démontré et cela permet d'expliquer tous les états de l'appareil vacuolaire.

Lorsque la spore germe chez un *Penicillum* il se forme un tube germinatif d'abord rempli de protoplasme hyalin et dense dépourvu de vacuoles, mais il existe toujours dans la partie de protoplasme demeurée à l'intérieur de la spore une ou plusieurs vacuoles de tailles diverses (fig. 11, pl. XIII). Ces vacuoles existent d'ailleurs dans toute conidie avant la germination. Il n'y a aucune raison pour croire que ces vacuoles n'ont pas de rôle dans la formation des petites vacuoles qu'on voit apparaître à un moment donné dans le jeune filament ; en effet ces vacuoles se déforment activement et parfois on constate qu'elles ont donné naissance par étranglement à d'autres petites vacuoles ; celles-ci s'engagent tout naturellement dans le filament germinatif où on les trouve disposées en file (fig. 11-15, pl. I).

Chez le *Sterigmatocystis nigra*, les spores contiennent toujours, un peu avant germination, plusieurs petites vacuoles rondes ou filamenteuses qui changent de forme rapidement. Il n'existe que très rarement à leur intérieur de grosses vacuoles et lorsque la pression du protoplasme gonflé brise la membrane de la spore il n'est pas rare de voir ces vacuoles s'engager immédiatement dans le tube germinatif. D'autres fois, c'est plus tard que les vacuoles se montrent dans le filament, mais il est toujours possible de comprendre leur formation aux dépens des vacuoles renfermées à l'origine dans la spore, car ces dernières sont capables non seulement de se déformer, mais encore de bourgeonner, comme nous l'avons vu maintes fois (pl. XIV fig. 12).

Chez les Mucorinées que nous avons examinées (*Rhizopus*, *Mucor*) les spores renferment toujours avant la germination plusieurs vacuoles assez grosses et celles-ci pénètrent,

la plupart du temps, dès le début, dans le tube germinatif (fig. 13, 14, pl. XIV).

Le mode de formation des conidies chez le *Sterigmatocystis nigra* ne permet pas une observation facile de l'origine des vacuoles, dans les conditions où nous nous sommes placé, mais chez le *Penicillum glaucum* il est très souvent possible de constater que les vacuoles des conidies proviennent de celles de phialides qui les produisent (pl. XIV, fig. 1 à 11).

Il arrive que la phialide renferme une vacuole allongée dont l'extrémité pénètre dans la conidie en voie de formation à son sommet ; ou bien encore c'est une petite vacuole qui se trouve placée dans le canal de communication, par lequel elle pénètre dans la conidie. Dans d'autres cas, le contenu des phialides et celui des conidies se montre trop dense pour qu'on y puisse voir directement les vacuoles.

L'*Oidium lactis* est une moisissure dont les filaments relativement gros renferment des vacuoles très visibles sans aucune coloration grâce à leur forte réfringence. A l'extrémité des hyphes qui s'allongent dans le milieu nutritif, le protoplasme renferme de nombreuses petites granulations brillantes et des filaments peu réfringents plus ou moins allongés dans le sens de la longueur du filament (1) (fig. 16, pl. XIV). Parfois à ce niveau existent déjà de petites vacuoles rondes, mais le plus souvent c'est un peu plus bas qu'elles se montrent sous forme de goutelettes qui deviennent de plus en plus grandes, puis font place à de très grosses vacuoles occupant toute la largeur du filament et très visibles par leur réfringence (fig. 15, pl. XIV).

Très souvent également il n'existe qu'un très petit nombre de petites vacuoles aux extrémités des hyphes et les grosses vacuoles s'observent très près du sommet (fig. 16, pl. XIV). Dans ce cas nous avons assisté au morcellement de ces grandes vacuoles et à la production à leurs dépens

1. Ce sont des *cytosomes* qui sont ici filamenteux.

d'un grand nombre de petites vacuoles arrondies. Il est probable que le phénomène inverse peut se produire, car il n'est pas rare d'observer deux vacuoles voisines qui se fusionnent entre elles dès qu'elles arrivent au contact l'une de l'autre.

Nous avons réalisé ces observations avec les précautions indispensables en pareille matière, c'est-à-dire en montant le champignon dans le milieu nutritif où il se développe. Dans ces conditions, l'*Oidium lactis* réalise un excellent sujet pour l'étude vitale du vacuome et il est facile de se rendre compte de l'infinie variété des déformations que subit cet appareil sous l'influence du protoplasme environnant. On s'explique ainsi très facilement, soit la présence de très petites vacuoles à l'extrémité des hyphes, soit l'existence de ces petites vacuoles entre les grosses vacuoles du filament dans une région plus âgée, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer une néoformation.

Les cas les plus intéressants de transmission des vacuoles aux dépens les unes des autres sont fournis par l'étude des Levures. On admet habituellement que, dans le bourgeonnement des Levures, la vacuole du bourgeon provient de la vacuole de la cellule-mère. Cette opinion a été notamment soutenue par Wager, Guilliermond, Pénau. Au moment de la formation d'un bourgeon, on figure la vacuole de la cellule-mère envoyant un fin prolongement à l'intérieur du bourgeon ; l'extrémité de ce prolongement se renfle et s'isole pour donner la vacuole-fille. Ce mode de transmission, très favorable à la thèse de la permanence du vacuome, n'est plus admis aujourd'hui par Guilliermond ; pour lui le phénomène décrit plus haut n'est qu'une fausse apparence résultant de l'emploi exclusif des fixateurs, tandis que les observations vitales le conduisent à une opinion toute différente qui consiste à admettre la naissance « de novo » des vacuoles dans les bourgeons de Levures.

Chez le *Saccharomycodes Ludwigii*, il remarque que l'on

trouve souvent dans les cellules, à côté de grosses vacuoles qui occupent le centre, de très petites vacuoles parfois très éloignées de cette dernière. « Aucun fait, dit-il, ne permet de penser que ces vacuoles résultent d'un bourgeonnement des grosses vacuoles dont elles sont parfois très éloignées, et il paraît beaucoup plus vraisemblable d'admettre qu'elles se sont formées *de novo* ». Pendant le bourgeonnement, il a vu de nombreux cas où « l'on n'aperçoit pas la moindre relation entre la grosse vacuole de la cellule-mère et la très petite vacuole qui apparaît dans le bourgeon ». Après avoir examiné quelques autres Levures il conclut que : « dans la plupart des cas, la vacuole du bourgeon provient d'une néoformation ». Il ajoute que ce sont les fixations qui provoquent des apparences « donnant l'illusion que la vacuole de la cellule-mère s'introduit dans le bourgeon pour y former une petite vacuole ».

Comme nous l'avons indiqué, ce ne sont pas les observations à l'aide de colorants vitaux qui permettent de se faire une idée juste au sujet de ces problèmes délicats des vacuoles et c'est précisément chez les Levures, par l'observation vitale directe, que nous avons trouvé les plus beaux exemples de transmission des vacuoles aux dépens les unes des autres.

Si l'on examine des cellules de Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae*), au début de leur développement sur carotte, ou dans un liquide nutritif sucré (1), il n'est pas difficile avec un éclairage convenable, d'y reconnaître les vacuoles qu'elles renferment, sans coloration d'aucune sorte. Grâce à leur réfringence légèrement supérieure à celle du protoplasme environnant, on peut généralement noter leur forme et leur situation (pl. XV, fig. 1 à 10).

Cette méthode a l'avantage de n'apporter aucune pertur-

1. L'emploi d'un milieu liquide est préférable parce qu'il permet de faire les observations dans le liquide de culture lui-même, mais après culture sur carotte et observation dans une goutte de liquide sucré, les résultats obtenus ont sensiblement la même valeur.

bation dans la vie de la cellule et d'être ainsi à l'abri de toute critique. Au contraire l'emploi de colorants vitaux même peu toxiques comme le rouge neutre, provoque rapidement dans les vacuoles des Levures, divers phénomènes dont le plus marqué est la précipitation totale ou partielle de la solution colloïdale qu'elles renferment. Or une vacuole ainsi précipitée perd à coup sûr déjà certaines de ses propriétés, en particulier la faculté de bourgeonner. D'autre part, s'il existe un pont de communication étroit entre plusieurs vacuoles, il disparaît immédiatement après coloration vitale.

Les cellules de *Saccharomyces cerevisiae* prélevées au début de leur développement sur carotte présentent un grand nombre de bourgeons à divers états de croissance. On peut suivre dans l'espace d'une heure environ tous les stades de cette formation si la température est assez élevée. Nous avons vu que l'ébauche du bourgeon est d'abord dépourvue pendant quelque temps de toute vacuole; ensuite la grande vacuole arrondie que renfermait la cellule-mère observée, pousse du côté du bourgeon un fin prolongement qui s'engage dans le col de communication et pénètre à l'intérieur du bourgeon, où il se renfle à l'extrémité (pl. XV, fig. 1, 2, 3, 4, 5).

La liaison demeure établie durant un certain temps par un fin canal, visible comme une ligne claire très étroite, entre la petite vacuole du bourgeon et la grande vacuole de la cellule, puis la rupture se fait et le bourgeon pourvu d'une vacuole propre, s'isole bientôt complètement de la cellule-mère (pl. XV, fig. 6, 7, 8, 9, 10).

Chez une autre Levure voisine, le *Saccharomyces ellipsoideus*, on peut suivre le même phénomène si l'on observe une cellule depuis le début de la naissance du bourgeon, jusqu'au moment où celui-ci devient indépendant.

Cette espèce s'est montrée particulièrement favorable à l'étude des vacuoles et nous avons reconnu que la trans-

mission du vacuome de la cellule-mère à la cellule-fille peut avoir lieu par différents procédés (pl. XV, fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27).

S'il s'agit d'une cellule-mère qui renferme avant le bourgeonnement une grosse vacuole unique, cette dernière peut émettre un prolongement étroit qui s'insinue dans le col du bourgeon, puis se renfle à son extrémité à l'intérieur du bourgeon. Cet état peut se prolonger durant plusieurs minutes pendant lesquelles la partie renfermée dans le bourgeon grossit, tandis que le canal de rattachement avee la vacuole-mère se rétrécit de plus en plus (fig. 17, 18). Finalement le canal se coupe en deux et la communication disparaît ; peu après, le bourgeon s'isole complètement de la cellule qui lui a donné naissance. Même dans le cas où la grosse vacuole de la cellule-mère est très éloignée du point où se formera le bourgeon, on peut voir parfois un fin et long canal de réunion établissant la relation avec la vacuole-fille du bourgeon (fig, 13, 14, 22). Par conséquent ce dernier exemple, où la vacuole est éloignée du bourgeon, qui semblait à Guilliermond incompatible avec la transmission des vacuoles et qui constituait son meilleur argument en faveur d'une néoformation de la vacuole du bourgeon, s'explique très facilement et devient très probant.

C'est parfois d'une autre façon que s'observent les relations entre la grosse cellule de Levure et la petite en voie de formation : c'est ainsi que la grosse vacuole-mère peut bourgeonner une ou plusieurs très petites vacuoles et que celles-ci peuvent émigrer directement dans le bourgeon en s'étirant dans le col si celà est nécessaire, ou bien la vacuole secondaire, trop grosse pour émigrer tout entière dans le bourgeon, envoie un prolongement à son intérieur de la même manière que nous avons décrite pour la vacuole-mère (fig. 12, 26, pl. XV).

Il n'y a donc pas un dispositif unique, assurant toujours

de la même façon la transmission d'une partie du vacuome dans le cas du bourgeonnement, mais nous croyons avoir montré que cette transmission a lieu normalement; en fait on l'observe autant de fois que l'on veut dans une culture active.

En résumé chez les Levures en voie de bourgeonnement, il apparaît toujours de petites vacuoles dans le bourgeon à un moment donné de son développement. Dans de nombreux cas, nous avons observé que ces petites vacuoles tiraient leur origine de celles de la cellule-mère, soit par bourgeonnement, soit plus rarement par émigration directe.

Ces faits sont très nettement en faveur de notre thèse et ceux que lui opposait Guilliermond non seulement trouvent une explication, mais encore viennent apporter une preuve supplémentaire à nos idées.

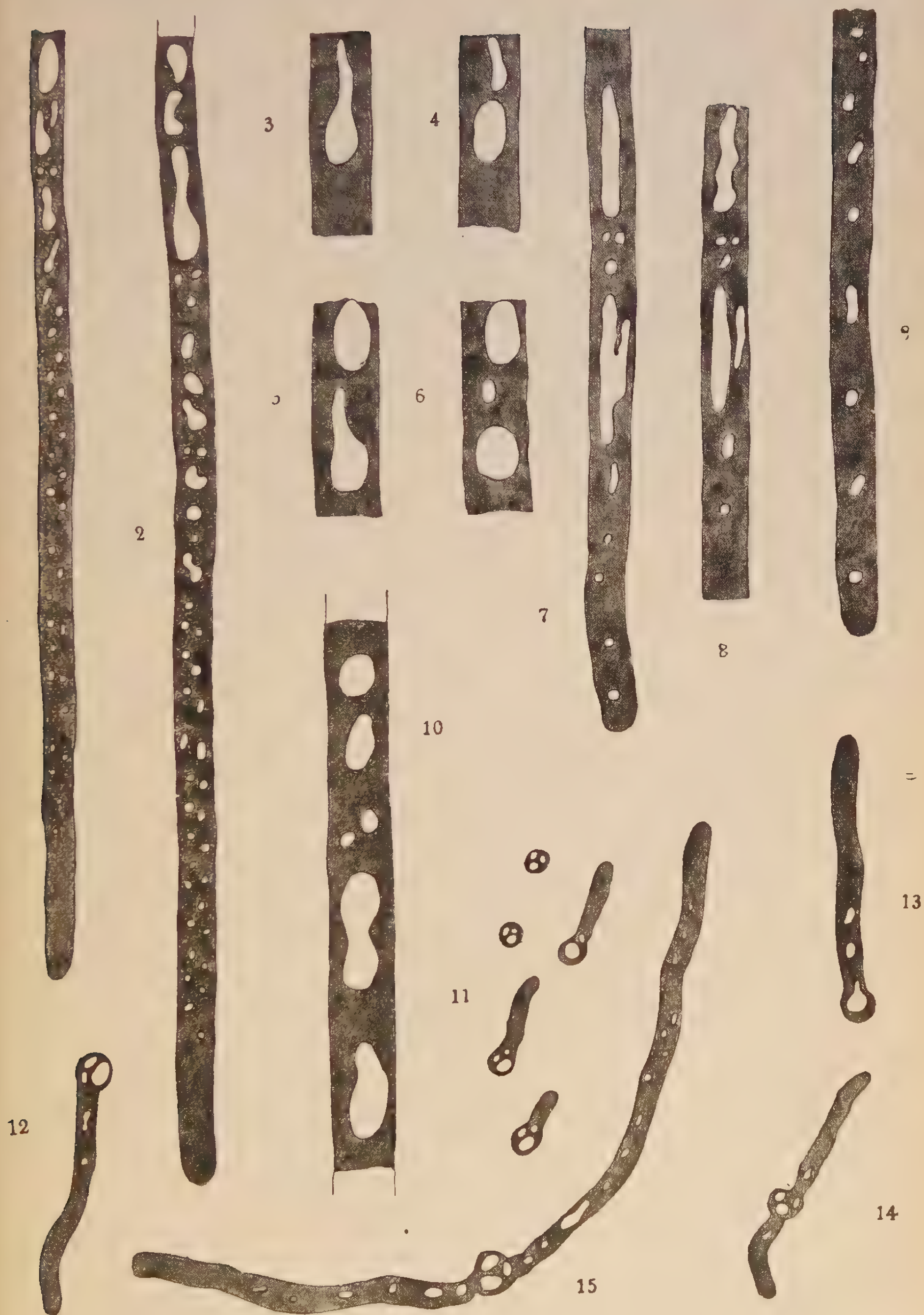
Il en est de même des autres objections tirées de l'étude des Champignons. Rien ne s'oppose chez ces organismes à la conception du vacuome et d'ailleurs c'est chez les êtres inférieurs, Algues et Champignons, qu'a pris naissance cette conception.

# PLANCHES HORS TEXTE

# PLANCHE XIII

*Penicillum glaucum.*

Fig. 1, 2. — Extrémités de filaments montrant la disposition des vacuoles ; plusieurs sont en voie de se diviser.
Fig. 3, 4. — Deux états successifs du bourgeonnement d'une vacuole.
Fig. 5, 6. — Autre exemple du même phénomène.
Fig. 7, 8. — Exemple de division longitudinale d'une vacuole.
Fig. 9. — Extrémité d'un filament qui contient un petit nombre de vacuoles assez grosses.
Fig. 10. — Article dans une région adulte du Champignon.
Fig. 11, 12, 13, 14, 15. — Spores et stades divers de leur germination.



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

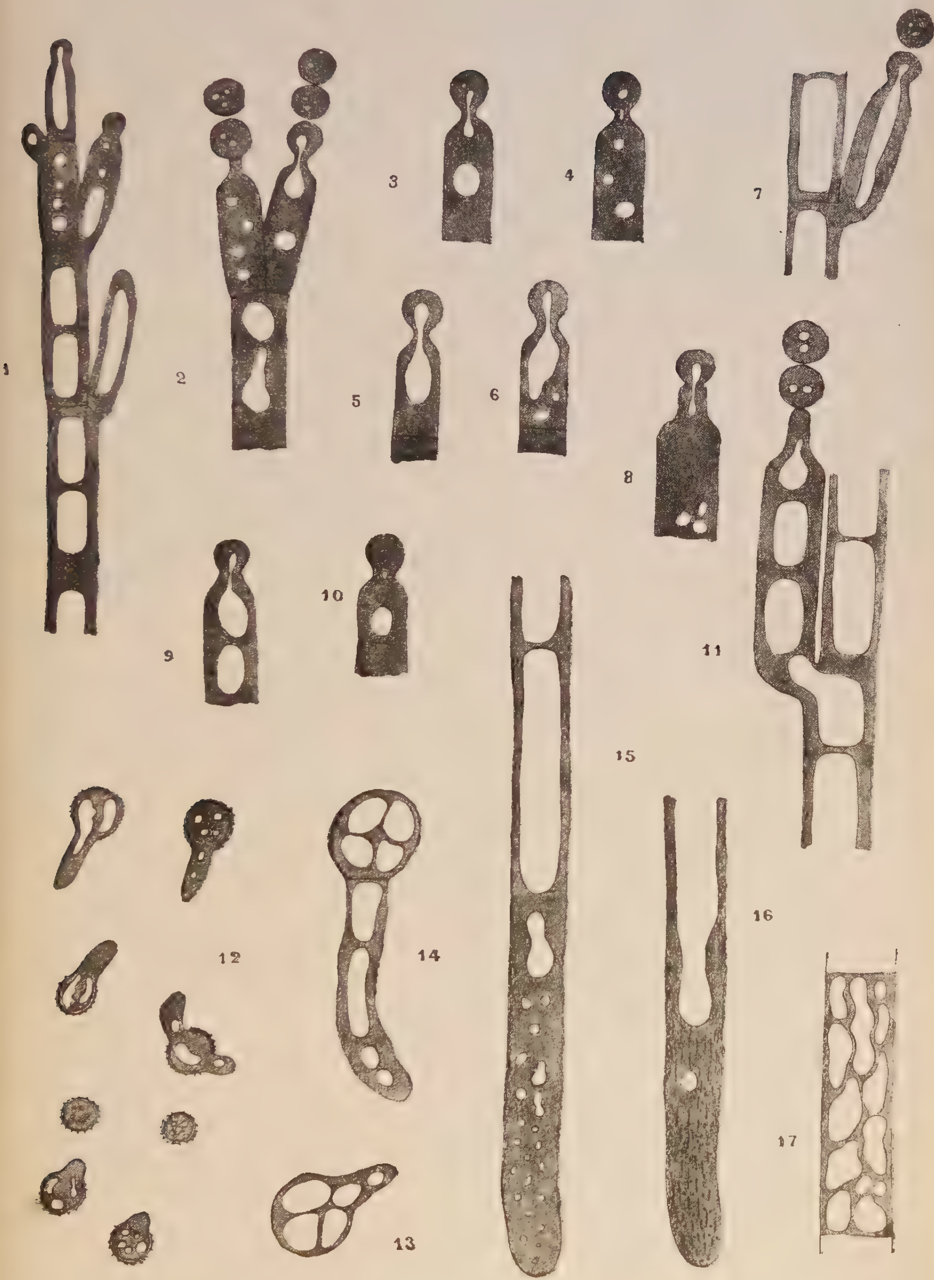
## PLANCHE XIV

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. — Stades divers de la formation des conidies chez le *Penicillum glaucum.*

Fig. 12. — Conidies de *Sterigmatocystis nigra* et stades divers de leur germination.

Fig. 13, 14. — Deux stades de la germination des spores de *Rhizopus nigricans.*

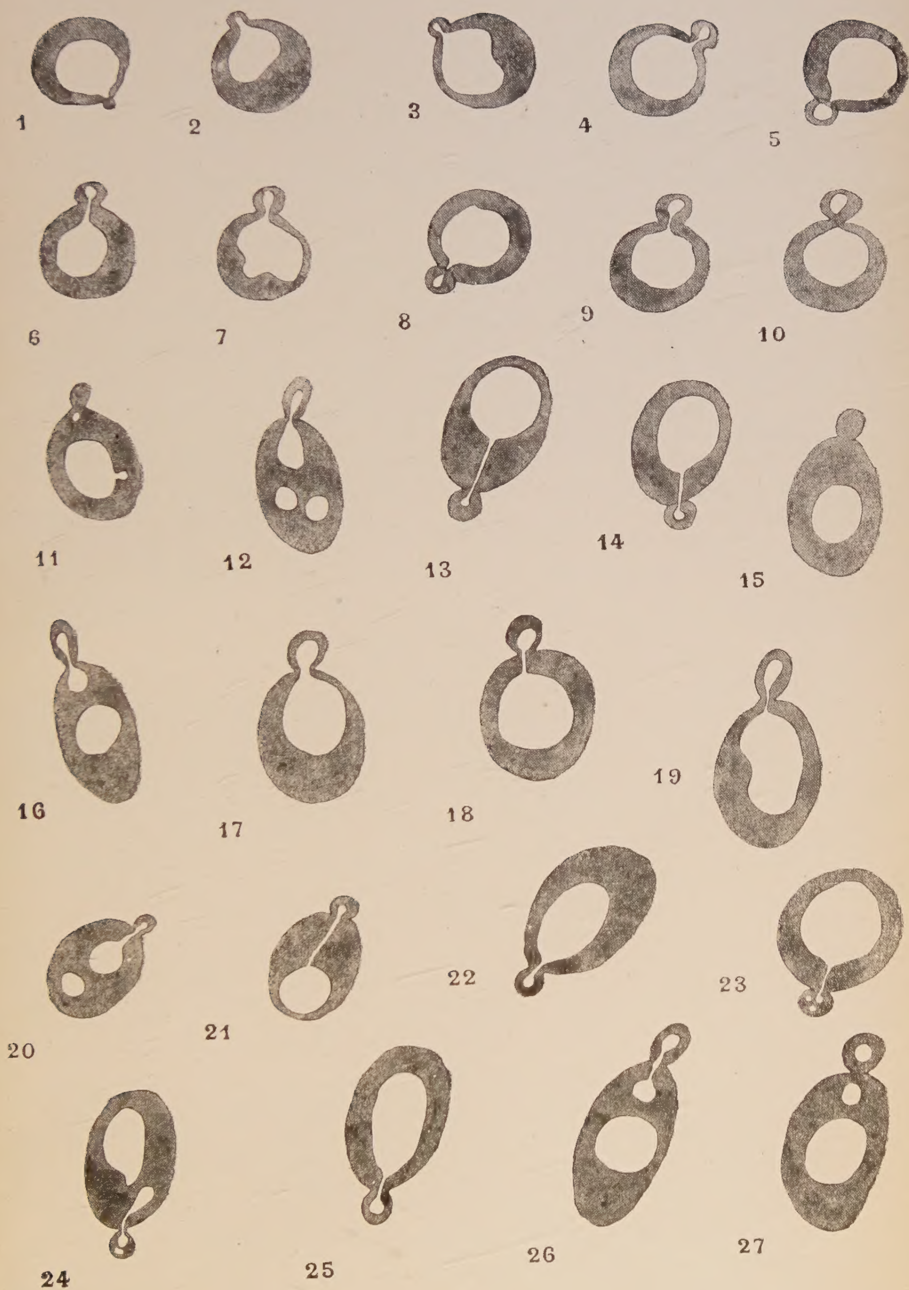
Fig. 15, 16, 17. — Filaments d'*Oidium lactis.*


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17

## PLANCHE XV

Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10. — Stades successifs du bourgeonnement chez une cellule de *Saccharomyces cerevisiae.*

Fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27. — Stades divers du bourgeonnement montrant les différents modes de formation de la vacuole-fille aux dépens de la vacuole-mère chez le *Saccharomyces ellipsoideus.*


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

# TABLE DES MATIÈRES DE LA SÉRIE XVIII
## DU BOTANISTE

7611 — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine Paris. — 6-27